S.414



87e ANNÉE. — IXe SÉRIE. T. XIV. Nos 1, 2 et 3.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XIV. — Nos 1, 2 et 3.



PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1911

Paris, 30 fr. — Départements et Étranger, 32 fr.
Ce cahier a été publié en Juillet 1911.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

---

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

Abonnement annuel à chacune des parties, Zoologie ou Botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

Prix des collections :

Première Série (Zoologie et Botanique réunies),		30 vol.	(*Rare*).
Deuxième Série (1834-1843).	Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
Troisième Série (1844-1853).	Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
Quatrième Série (1854-1863).	Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
Cinquième Série (1864-1873).	Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
Sixième Série (1874 à 1885).	Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
Septième Série (1885 à 1894).	Chaque partie,	20 vol.	300 fr.
Huitième Série (1895 à 1904).	Chaque partie,	20 vol.	300 fr.
Neuvième Série (1905-1906-1907-1908).	Chaque année.		30 fr.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées par MM. Hébert et A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .... **15** fr.

22 volumes .... 330 fr.

Cette publication a été remplacée par les

ANNALES DE PALÉONTOLOGIE

publiées sous la direction de M. M. Boule

Abonnement annuel :

Paris et Départements. 25 fr. — Etranger. .... 30 fr.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

CORBEIL. — IMPRIMERIE CRÉTÉ.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XIV



PARIS

MASSON ET Cie, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

—

1911

Droits de traduction et de reproduction réservés.

RECHERCHES SUR LA RESPIRATION DES DIFFÉRENTES PIÈCES FLORALES

Par Madame G. MAIGE

INTRODUCTION

Le nombre des Physiologistes qui se sont occupés du phénomène de la respiration végétale est actuellement considérable, mais il en est bien peu dont l'attention ait été attirée par la fleur et ses diverses parties. Ces organes présentent cependant une constitution anatomique nettement distincte de celle des organes végétatifs ; la coloration de certains d'entre eux (corolle et étamines) est également bien différente, et enfin, parmi eux, l'étamine et le pistil ont, en raison de leur rôle dans la reproduction, une évolution toute spéciale. Il était donc légitime de penser *à priori* qu'en raison de ces particularités, les divers verticilles floraux devaient présenter, dans leurs fonctions physiologiques, des caractères les distinguant nettement des organes végétatifs, et qu'en particulier la fonction respiratoire, qui, chez eux, est une des plus importantes par suite de l'absence complète ou presque complète de l'assimilation chlorophyllienne, serait intéressante à étudier. Ces considérations m'ont amenée à diriger mes recherches vers la respiration des diverses pièces florales, et afin de mieux faire ressortir les caractères communs ou distinctifs de ces parties, j'ai comparé leurs physiologies respiratoires entre elles et à celle de la feuille, organe végétatif dont leur morphologie les rapproche le plus. D'autre part, ainsi que je le faisais remarquer plus haut, certains de ces verticilles floraux, l'étamine et le pistil, ont, en raison de leurs fonctions, une évolution spéciale ; il m'a donc aussi semblé intéressant d'envisager à ce point de vue leur respiration et

d'étudier, pour chacun des verticilles floraux, les variations qu'elle présente avec le développement de l'organe.

Ce travail renferme les expériences que j'ai faites sur ces différents sujets et se divise en cinq parties :

1° Historique.

2° Technique des expériences.

3° Étude de la respiration des diverses pièces florales adultes (sépales, pétales, étamines, pistil) comparées entre elles et à la feuille.

4° Étude des variations avec l'âge de la respiration des différentes pièces florales.

5° Résumé général et discussion des résultats.

Ce travail a été fait pendant les années 1906-1910, au laboratoire de Botanique de la Faculté des sciences d'Alger et au laboratoire de biologie végétale de Fontainebleau.

I. — HISTORIQUE

Je n'ai pas l'intention de faire ici l'historique de la respiration végétale ; je me tiendrai dans les limites du sujet que j'ai abordé, en relatant seulement les recherches qui ont été faites jusqu'à présent sur la respiration des diverses pièces florales.

De Saussure (1) est le premier physiologiste qui se soit occupé de la respiration de la fleur et de ses diverses parties prises séparément. Dans son mémoire : « De l'action des fleurs sur l'air », cet auteur commence par comparer l'action de la fleur entière à celle de la feuille sur l'air atmosphérique. Il constate qu'à volume égal, les fleurs détruisent plus d'oxygène que les feuilles, et que cette destruction de l'oxygène varie pendant l'évolution de la fleur. Il est amené ainsi à supposer une relation entre cette plus ou moins grande absorption d'oxygène et la fonction même de la fleur, et à comparer alors les différentes parties de la fleur entre elles. Dans un Arum, il étudie séparément la respiration du cornet, puis celle de la massue et celle du chaton portant les organes reproducteurs ; dans le Gouet

(1) Théodore de Saussure, De l'action des fleurs sur l'air. *Annales de chimie et de physique*, t. XXI, 1822.

serpentaire, il étudie la respiration du cornet, celle de la partie nue du spadice, celle de la partie du chaton portant les organes mâles et celle de la partie du chaton portant les organes femelles. De Saussure établit ainsi que les organes reproducteurs sont ceux qui absorbent le plus d'oxygène, et, dans le cas du Gouet, que ce sont les organes mâles qui en consomment le plus. Il reprend ensuite ses expériences avec d'autres plantes en comparant la respiration des organes sexuels à celle de la fleur entière (Giroflée, Capucine, Millepertuis) et, sauf dans le Lis blanc et la Passiflore, il trouve une différence notable au profit des organes reproducteurs. Il précise même ses recherches dans ce sens, en opérant comparativement sur les fleurs mâles et femelles de Courge, sur les chatons mâles et femelles de Massette et sur le Maïs (panicules de fleurs mâles et épis femelles pourvus de leur tunique). Il trouve toujours que les organes mâles détruisent plus d'oxygène que les organes femelles, sauf cependant dans le Châtaignier où sa loi est en défaut, ce qui lui fait conclure qu'il faudra encore une série d'expériences avant de se prononcer définitivement.

Plus tard, Cahours (1), dans une note à l'Académie, a énoncé des conclusions qui confirment en partie les résultats de De Saussure ; il compare la respiration de la corolle à celle des organes reproducteurs et il trouve aussi une grande différence en faveur des organes sexuels, aussi bien pour la quantité d'oxygène détruite que pour celle d'anhydride carbonique dégagée.

Moissan (2) a étudié la respiration des pétales de Tulipe et d'Iris, et constaté qu'ils possèdent une intensité respiratoire beaucoup plus élevée que les aiguilles de Pin maritime, et que le quotient respiratoire est plus petit que l'unité, au moins dans les limites de température de ses expériences.

Enfin, Curtel (3), dans ses recherches physiologiques sur la fleur, a émis un certain nombre de conclusions sur lesquelles il importe d'insister. Cet auteur, après avoir comparé tout d'abord la respiration de la fleur prise en totalité à celle de la

(1) Cahours, Recherches sur la respiration de la fleur. *C. R.* vol. 58, p. 1206, 1864.

(2) H. Moissan, Sur les volumes d'oxygène absorbé et d'acide carbonique émis dans la respiration végétale. *Annales agronomiques*, t. V, 1879.

(3) G. Curtel, Recherches physiologiques sur la fleur. *Thèse de Paris*, 1899.

feuille, conclut de ses expériences qu'en raison de sa forte intensité respiratoire et de la faiblesse de son rapport $\frac{CO^2}{O}$, la fleur est le siège d'oxydations énergiques. Si l'on envisage seulement les pièces du périanthe, c'est, d'après Curtel, la corolle qui présente l'intensité respiratoire la plus forte et le quotient respiratoire le plus faible et ce sont ces oxydations énergiques dont cet organe est le siège qui permettraient d'expliquer la coloration particulière qu'il présente.

D'après ce qui précède, on constate aisément que la question de la respiration des différentes pièces florales n'a jamais fait l'objet de recherches méthodiques dans son ensemble.

Les expériences de De Saussure, qui font encore autorité dans la plupart des traités classiques, sont très incomplètes, en ce sens que l'auteur ne s'est préoccupé, ni de la respiration du calice et de la corolle, ni du quotient respiratoire, et sont de plus sujettes à cette critique que l'auteur a opéré fréquemment sur des groupes d'organes (panicules de Maïs, chatons mâles et femelles de Massette et de Châtaignier, etc.) au lieu d'opérer sur des organes bien distincts. Enfin, l'auteur même reconnaît que ses expériences comportent des recherches nouvelles nécessaires pour vérifier ou préciser certains points qu'elles laissent non résolus.

Les expériences de Cahours, décrites dans une courte note à l'Académie, n'apportent rien de nouveau aux résultats de De Saussure.

Les recherches de Moissan sur la respiration de la corolle ne fournissent pas plus que les précédentes de résultats nouveaux et le mode de comparaison employé par l'auteur enlève toute valeur à ses conclusions concernant la forte intensité respiratoire de cet organe.

Enfin, les expériences de Curtel sur la respiration comparée du calice et de la corolle soulèvent aussi une critique. Tandis que la plupart des auteurs qui se sont occupés de la respiration d'organes différents ont rapporté l'intensité respiratoire à une quantité qui pût servir de commune mesure entre les deux organes, soit le gramme de poids frais, soit le gramme de poids sec, Curtel compare, dans une même fleur, les quantités d'anhy-

dride carbonique dégagées par le calice et la corolle en entier. Les fleurs qu'il a employées (*Cobœa scandens*, *Datura Stramonium*, etc.) possèdent une corolle très développée relativement au calice, l'auteur a constaté que cette dernière dégageait plus de gaz carbonique ; il aurait probablement fait la constatation inverse s'il avait utilisé des fleurs à calice très développé et à corolle réduite.

Ce rapide aperçu de l'historique de la question montre que l'étude de la respiration comparée des differentes pièces florales n'a fait aucun progrès depuis De Saussure et présente encore de grandes lacunes. En ce qui concerne les variations, avec l'âge, de la respiration des différentes parties de la fleur, je n'ai trouvé aucun travail sur ce sujet.

Ce sont ces lacunes dans nos connaissances scientifiques sur la respiration des diverses pièces florales que je me suis efforcée de combler dans ce travail.

II. — TECHNIQUE DES EXPÉRIENCES

Pour étudier la respiration des divers organes floraux j'ai employé la méthode de l'air confiné.

Les objets en expérience étaient placés dans des éprouvettes de verre, préalablement jaugées au mercure jusqu'à un niveau marqué par le bord inférieur d'une étiquette. Les volumes des éprouvettes étaient choisis en rapport avec le poids des organes étudiés, ces volumes ont été, dans mes expériences, de 4, 10, 15, 18, quelquefois 25 centimètres cubes et rarement 45 centimètres cubes. La durée des expériences a été comprise entre trois quarts d'heure et six heures et demie ; dans chaque expérience cette durée était réglée en rapport avec les poids des organes et le volume des éprouvettes, de manière qu'une partie seulement de l'oxygène soit détruite. Pendant toute la durée de l'expérience, les éprouvettes étaient recouvertes d'un manchon de papier noir afin que la respiration ait lieu à l'obscurité et à la fin on faisait une prise de gaz dans chacune d'elles. L'anhydride carbonique ainsi que l'oxygène étaient dosés ensuite à l'aide de l'appareil Bonnier et Mangin. Voici, du reste, la description

complète des différentes manipulations que comportait une expérience ; prenons comme exemple une de celles du chapitre Ier (troisième partie). Sur une même plante autant que possible, ou sur plusieurs plantes de la même espèce vivant côte à côte, dans les mêmes conditions de milieu, je prélevais un certain nombre de fleurs ainsi que quelques feuilles adultes ; aussitôt les fleurs coupées, je séparais avec précaution les étamines et les pistils, en ayant soin de choisir des étamines mûres mais non ouvertes, et des pistils adultes mais non fécondés. Une fois cette opération terminée, je pesais un lot d'étamines, un lot de pistils et un lot de feuilles ; dans le cas ou cette dernière avait des dimensions trop considérables (*Acanthus mollis*, *Melianthus major*, etc...) je prélevais un morceau du limbe.

D'après les poids des divers lots, je me rendais compte facilement du volume des éprouvettes à employer et de la durée à donner à l'expérience ; je choisissais donc ces éprouvettes, les recouvrais de leur manchon de papier noir, et déposais au fond de chacune d'elles une gouttelette d'eau distillée, destinée à saturer d'humidité l'air où devaient respirer les organes en expérience, et à couvrir la surface du mercure d'une buée suffisante à empêcher le dégagement de vapeurs mercurielles toxiques.

Les différents lots d'organes sont alors introduits dans leurs éprouvettes respectives. Afin de régler le volume de l'air confiné chaque éprouvette est transportée sur la cuve à mercure, et à l'aide d'un tube coudé en U la communication est établie entre son atmosphère intérieure et l'air extérieur ; il suffit alors de remonter ou d'abaisser l'éprouvette pour amener le bord inférieur de l'étiquette à toucher son image dans le mercure, et pour isoler ainsi les organes en expérience, dans une masse d'air sensiblement égale au volume jaugé d'avance. Il ne reste plus alors qu'à enlever le tube coudé en bouchant au préalable son extrémité libre avec le doigt, et à retirer l'éprouvette de la cuve à mercure, à l'aide d'un petit cristallisoir, sur lequel elle repose pendant l'expérience. Cette série d'opérations demande environ une minute ou une minute et demie ; j'attendais que la deuxième minute fût écoulée pour recommencer avec le lot suivant, afin de les mettre en expérience à des intervalles de

temps égaux de deux minutes en deux minutes. A la fin de l'expérience les éprouvettes sont reportées, dans le même ordre que précédemment et aux mêmes intervalles de temps (deux en deux minutes), sur la cuve à mercure, et après trois brassages préalables, une prise de gaz est faite dans chacune d'elles. C'est ce gaz qui est ensuite transporté sur l'appareil Bonnier et Mangin pour être analysé. Les analyses ont toujours été faites en deux fois : le gaz carbonique était dosé en premier lieu à l'aide de la potasse concentrée, puis le tube de l'appareil était lavé et séché, et on dosait en second lieu $CO^2 + O$ à l'aide du pyrogallate de potasse concentré. L'expérience montre qu'en procédant de cette manière, on arrive à des résultats plus précis qu'en effectuant l'analyse en une seule opération. Les analyses ont été faites avec une approximation absolue de 0,02 dans le chiffre représentant la teneur en pour cent du gaz en CO^2 et en $CO^2 + O$ Dans les calculs, le volume de l'atmosphère confinée était évalué en retranchant du volume de l'air contenu dans l'éprouvette, le volume des organes introduits. A cet effet on supposait la densité des organes égale à 1, et on retranchait leur volume (indiqué alors par le nombre qui représentait leur poids) du volume auquel on avait jaugé les éprouvettes.

L'intensité respiratoire a été rapportée au gramme-heure de poids frais, mais la question se posait de savoir s'il fallait choisir pour son évaluation le gaz carbonique dégagé ou l'oxygène absorbé. Or les travaux récents montrent que la respiration est un phénomène beaucoup plus complexe qu'on ne le croyait auparavant, et dont le mécanisme consiste non seulement en oxydations, mais aussi en dislocations des composés organiques sans intervention d'oxygène. L'oxygène absorbé ne participe donc qu'à une partie des phénomènes respiratoires, tandis que l'anhydride carbonique dégagé résulte de leur ensemble ; il m'a donc paru plus indiqué de le choisir comme représentant d'une manière plus complète l'intensité désassimilatrice dont la plante est le siège. J'ai calculé également le quotient respiratoire $\frac{CO^2}{O}$ mais ce rapport n'a pas été évalué dans toutes les expériences car, en raison de l'incertitude qui règne sur sa signification exacte, j'avais commencé ce travail avec l'intention

de me borner à l'étude de l'intensité respiratoire ; c'est seulement au cours de ces recherches qu'il m'a paru que ce rapport pourrait avoir cependant un certain intérêt et je l'ai calculé dans celles de mes expériences faites en dernier lieu.

III. — RESPIRATION DES PIÈCES FLORALES ADULTES

Cette partie de mes recherches comprend deux chapitres. Dans le premier j'ai étudié comparativement la respiration de l'étamine, du pistil et de la feuille ; et dans le second la respiration du calice et de la corolle comparée à celle de la feuille ainsi que, dans quelques expériences, à celle de l'étamine et du pistil.

J'ai donné dans ces chapitres le détail de chaque expérience, et résumé en un tableau, à la fin de chacun d'eux, les résultats obtenus. Dans certains cas, pour mieux mettre en évidence le résultat de la comparaison des intensités respiratoires de deux pièces déterminées, j'ai calculé le rapport de ces intensités, c'est ce que j'indique dans les tableaux par la formule $\frac{R_p}{R_f}$ par exemple qui représente le rapport de l'activité respiratoire du pistil, à celle de la feuille.

CHAPITRE PREMIER

RESPIRATIONS COMPARÉES DU PISTIL, DE L'ÉTAMINE ET DE LA FEUILLE.

Saponaria officinalis.

J'ai prélevé les trois lots suivants :

Un lot d'ovaires de poids $p = 0^{gr},198$.

Un lot d'étamines de poids $p = 0^{gr},100$.

Un lot de feuilles de poids $p = 1^{gr},093$ que j'ai placés à l'obscurité, dans des éprouvettes remplies d'air atmosphérique normal, jaugées au volume de 10 centimètres cubes pour les trois lots. La durée de l'expérience a été de une heure et demie et la température moyenne était de 19° centigrades.

Les analyses ont donné les résultats suivants :

	CO^2 en pour cent.	$CO^2 + O$ en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.	CO^2 gramme-heure.
Pistils......	1,66	21,13	1,24	0,547
Étamines...	0,87	20,90	1,06	0,574
Feuilles....	5,41	19,26	0,72	0,293
Air atmosphérique..................			O = 20,86 Az = 79,14	

Cheiranthus Cheiri.

J'ai prélevé :

Un lot de pistils de poids $p = 0^{gr},0245$.

Un lot d'étamines de poids $p = 0^{gr},1298$ et un lot de feuilles de poids $p = 5^{gr},002$ que j'ai placés à l'obscurité, dans des éprouvettes remplies d'air atmosphérique normal, et jaugées au volume de 4 centimètres cubes pour le premier lot, 10 centimètres cubes pour le second et 45 centimètres cubes pour le troisième. La durée de l'expérience a été de cinq heures, et la température moyenne était de 20° centigrades.

Les analyses ont donné le résultats suivants :

	CO^2 en pour cent.	$CO^2 + O$ en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.	CO^2 gramme-heure.
Pistils	2,39	20,91	1,01	0,970
Étamines...	5,50	20,46	0,91	0,836
Feuilles....	12,15	18,43	0,79	0,194
Air atmosphérique..................			O = 20,87 Az = 79,13	

Antirrhinum majus.

J'ai expérimenté sur :

Un lot de pistils de poids $p = 0^{gr},161$.

Un lot d'étamines de poids $p = 0^{gr},314$.

Un lot de feuilles de poids $p = 0^{gr},501$ que j'ai placés à l'obscurité, dans des éprouvettes remplies d'air atmosphérique normal, et jaugées au volume de 10 centimètres cubes pour les trois lots. La durée de l'expérience a été de quatre heures, et la température moyenne était de 20° centigrades.

Les analyses ont fourni les résultats suivants :

	CO^2 en pour cent.	$CO^2 + O$ en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.	CO^2 gramme-heure.
Pistils......	3,96	20,86	1,00	0,605
Étamines...	4,01	20,72	0,95	0,309
Feuilles....	3,38	20,53	0,83	0,160

Air atmosphérique.............	{ O = 20,86 / Az = 79,14 }

Acanthus mollis.

J'ai opéré sur :

Un lot de pistils de poids $p = 1^{gr}$.

Un lot d'étamines de poids $p = 1^{gr},022$ et un fragment de limbe de feuille adulte de poids $p = 1^{gr},730$ que j'ai placés à l'obscurité, pendant deux heures et demie, dans des éprouvettes remplies d'air atmosphérique normal, et jaugées au volume de 15 centimètres cubes pour les trois lots. La température moyenne était de 20° centigrades.

Voici les résultats donnés par les expériences :

	CO^2 en pour cent.	$CO + O$ en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.	CO^2 gramme-heure.
Pistils......	4,47	20,21	0,84	0,250
Étamines...	6,42	19,74	0,81	0,351
Feuilles....	4,99	19,74	0,77	0,184
Air atmosphérique..................			{ O = 20,86 / Az = 79,14 }	

Ornithogalum arabicum.

J'ai expérimenté sur :

Un lot de pistils de poids $p = 0^{gr},616$.

Un lot d'étamines de poids $p = 0^{gr},516$ et un lot de feuilles de poids $p = 1^{gr},610$ que j'ai placés à l'obscurité, dans des éprouvettes remplies d'air atmosphérique normal, jaugées au volume de 15 centimètres cubes pour les deux premiers lots et de 25 centimètres cubes pour le troisième. La durée de l'expérience a été de trois heures vingt minutes, et la température moyenne était de 20° centigrades.

Les analyses ont donné les résultats suivants :

	CO^2 en pour cent.	$CO^2 + O$ en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.	CO^2 gramme-heure.
Pistils......	5,70	21,06	1,04	0,399
Étamines...	2,61	20,72	0,93	0,219
Feuilles....	1,40	20,72	0,89	0,061
Air atmosphérique..................			{ O = 20,86 / Az = 79,14 }	

Celsia cretica.

J'ai opéré sur :

Un lot de pistils de poids $p = 0^{gr},208$.

Un lot d'étamines de poids $p = 0^{gr},423$ et un lot de feuilles de poids $p = 0^{gr},841$ que j'ai placés à l'obscurité, pendant trois heures, dans des éprouvettes remplies d'air atmosphérique normal, et jaugées à 10 centimètres cubes pour les trois lots ; la température moyenne était de 22° centigrades.

Les analyses ont donné les résultats suivants :

	CO^2 en pour cent.	$CO^2 + O$ en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.	CO^2 gramme-heure.
Pistils	3,65	20,86	1,00	0,559
Étamines...	7,14	19,98	0,86	0,538
Feuilles....	8,75	19,21	0,80	0,310
Air atmosphérique..................			O = 20,86 Az = 79,14	

Scilla peruviana.

J'ai expérimenté sur :

Un lot de pistils de poids $p = 0^{gr}266$.

Un lot d'étamines de poids $p = 0^{gr}258$ et un lot de feuilles de poids $p = 3^{gr}843$ que j'ai placés à l'obscurité, pendant trois heures, dans des éprouvettes remplies d'air atmosphérique normal, et jaugées au volume de 10 centimètres cubes pour les deux premiers lots et 25 centimètres cubes pour le troisième. La température moyenne était de 20° centigrades.

Les analyses ont donné les résultats suivants :

	CO^2 en pour cent.	$CO^2 + O$ en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.	CO^2 gramme-heure.
Pistils......	6,24	20,47	0,92	0,761
Étamines...	2,44	20,62	0,89	0,307
Feuilles....	2,30	20,29	0,78	0,042
Air atmosphérique..................			O = 20,86 Az = 79,14	

Melianthus major.

J'ai prélevé :

Un lot de pistils de poids $p = 0^{gr}423$.

Un lot d'étamines de poids $p = 0^{gr},778$ et un lot de feuilles de poids $p = 0^{gr}697$ que j'ai placés à l'obscurité, dans des éprouvettes remplies d'air atmosphérique normal, et jaugées au volume de 10 centimètres cubes pour les trois lots. La durée de l'expérience a été de deux heures, et la température moyenne de 21° centigrades.

Voici les résultats des analyses :

	CO^2 en pour cent.	$CO^2 + O$ en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.	CO^2 gramme-heure.
Pistils......	4,73	20,68	0,94	0,535
Étamines...	4,16	20,10	0,80	0,346
Feuilles....	3,89	20,17	0,66	0,259

Air atmosphérique.................. $\begin{cases} O = 20,90 \\ Az = 79,10 \end{cases}$

Reseda alba.

J'ai expérimenté sur :

Un lot d'étamines de poids $p = 0^{gr},0334$ et un lot de feuilles de poids $p = 0^{gr},0768$ que j'ai placés à l'obscurité, dans des éprouvettes remplies d'air atmosphérique normal, et jaugées au volume de 5 centimètres cubes pour les deux lots. La durée de l'expérience a été de deux heures, et la température moyenne était de 19°5 centigrades.

Les analyses ont fourni les résultats suivants :

	CO^2 en pour cent.	$CO^2 + O$ en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.	CO^2 gramme-heure.
Étamines...	0,79	20,80	0,86	0,587
Feuilles....	0,94	20,58	0,70	0,301

Air atmosphérique.................. $\begin{cases} O = 20,90 \\ Az = 79,10 \end{cases}$

Si l'on joint aux données fournies par les expériences précédentes, celles que l'on peut tirer de la série d'expériences du chapitre II, on pourra condenser tous les résultats relatifs à la comparaison des respirations du pistil, de l'étamine et de la feuille, dans le tableau suivant (tableau I) :

Tableau I. — **Respirations comparées du Pistil, de l'Étamine et de la Feuille.**

ESPÈCES EN EXPÉRIENCE.	INTENSITÉ RESPIRATOIRE.			QUOTIENT RESPIRATOIRE.			RAPPORT DES INTENSITÉS.		
	Pistil.	Étamine.	Feuille.	Pistil.	Étamine.	Feuille.	$\frac{R_p}{R_f}$	$\frac{R_e}{R_f}$	$\frac{R_p}{R_e}$
Verbascum Thapsus...... t. = 23°	0,815	0,761	0,382	0,92	0,83	0,84	2,1	1,9	1,07
Saponaria officinalis..... t. = 21°	0,547	0,574	0,293	1,24	1,06	0,72	1,8	1,9	0,95
Canna indica............ t. = 22°	0,453	0,653	0,141	0,78	0,84	0,72	3,2	4,5	0,69
Pentstemon gentianoides.. t. = 23°,5	0,689	0,602	0,300	0,94	0,89	0,76	2,2	2	1,1
Gladiolus gandavensis.... t. = 23°,5	0,713	0,268	0,175	0,90	0,77	0,64	4	1,5	2,6
Papaver Rhœas.......... t. = 21°	0,690	1,041	0,332	»	»	»	2	3,1	0,65
Begonia Rex............ t. = 20°	0,308	0,434	0,296	»	»	»	1,04	1,4	0,7
Lavatera Olbia........... t. = 22°	0,894	0,576	0,394	»	»	»	2,2	1,4	1,5
Cheiranthus Cheiri....... t. = 20°	0,970	0,836	0,194	1,01	0,91	0,79	5	4,3	1,1
Antirrhinum majus...... t. = 20°	0,605	0,309	0,160	1	0,95	0,88	3,7	1,9	1,9
Acanthus mollis......... t. = 22°	0,250	0,351	0,184	0,84	0,81	0,77	1,3	1,9	0,71
Ornithogalum arabicum... t. = 20°	0,399	0,219	0,061	1,04	0,93	0,89	6,5	3,5	1,8
Celsia cretica............ t, = 22°	0,559	0,538	0,310	1	0,86	0,80	1,8	1,7	1,03
Scilla peruviana......... t. = 20°	0,761	0,307	0,042	0,92	0,89	0,78	18,1	7,3	2,4
Melianthus major........ t. = 16°	0,535	0,346	0,259	0,94	0,80	0,66	2	1,3	1,5
Reseda alba............. t. = 19°,5	»	0,587	0,301	»	0,86	0,70		1,9	

INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS

De l'examen du tableau précédent se dégagent les résultats suivants :

Intensité respiratoire. — Il apparaît tout d'abord nettement que les organes reproducteurs, pistil et étamines, présentent une activité respiratoire plus considérable que celle de la feuille. Pour le pistil, la différence la plus forte se rencontre chez le *Scilla peruviana*, dont le pistil possède une intensité respiratoire 18,1 fois plus forte que la feuille ; l'examen du rapport $\frac{R_p}{R_f}$, montre du reste qu'il existe toutes les transitions entre le type précédent et celui des plantes, telles que le *Begonia Rex*, où la respiration du pistil est à peine plus grande que celle de la feuille. La même remarque peut s'appliquer à l'activité respiratoire de l'étamine, et l'on trouve tous les intermédiaires, entre le cas du *Scilla peruviana*, où l'étamine respire 7,3 fois plus activement que la feuille, et celui du *Melianthus major*, où le rapport des deux intensités est beaucoup plus faible (1,3).

Si l'on compare maintenant l'activité respiratoire du pistil à celle de l'étamine, on constatera aisément que dans le plus grand nombre des espèces, le pistil est l'organe qui respire le plus activement ; sur les 15 espèces sur lesquelles ont porté mes expériences, 10 rentrent dans ce cas, et 5, au contraire, présentent une activité respiratoire de l'étamine plus considérable que celle du pistil ; les deux types extrêmes sont fournis par le *Gladiolus gandavensis* $\left(\frac{R_p}{R_e} = 2,6\right)$ et le *Papaver Rhæas* $\left(\frac{R_p}{R_e} = 0,65\right)$; entre eux on trouve tous les stades intermédiaires.

Quotient respiratoire. — L'examen du tableau précédent montre que les organes reproducteurs : pistils et étamines, ont un quotient respiratoire nettement plus élevé que celui de la feuille ; il est également à remarquer que, tandis que dans cette dernière le quotient respiratoire est toujours inférieur à 1, il n'est pas rare, chez le pistil surtout, de trouver des quotients supérieurs ou égaux à l'unité. Pour le pistil et pour l'étamine, c'est chez le *Saponaria officinalis* que les quotients respiratoires

diffèrent le plus de ceux de la feuille, et c'est chez les *Canna indica* (pistil) et *Verbascum Thapsus* (étamine) qu'ils en diffèrent le moins ; les autres plantes expérimentées se placent dans l'intervalle des précédentes.

Si l'on compare maintenant les quotients respiratoires du pistil et de l'étamine, on constate que presque toujours (il n'y a d'exception que pour le *Canna indica*) le quotient respiratoire du pistil est plus élevé que celui de l'étamine ; on trouve d'ailleurs des différences de tous les degrés entre ces deux organes à ce point de vue.

En résumé, des expériences précédentes on peut formuler les conclusions suivantes :

1° *Les intensités respiratoires de l'étamine et du pistil sont notablement plus élevées que celle de la feuille.*

2° *Le quotient respiratoire des mêmes organes est également sensiblement plus élevé que celui de la feuille.*

3° *L'intensité respiratoire et le quotient respiratoire du pistil sont supérieurs à ceux de l'étamine.*

Ces conclusions sont-elles spéciales aux organes reproducteurs des Phanérogames, ou peuvent-elles être étendues à d'autres végétaux ? L'étroite homologie qui existe entre les grains de pollen des Phanérogames et les spores des Cryptogames vasculaires, m'a conduit à essayer quelques expériences sur ce dernier groupe de végétaux.

Pteris aquilina.

Sur une même feuille de *Pteris aquilina* en fructification, j'ai isolé deux lots :

1° Un lot formé de folioles prélevées dans la partie moyenne du pétiole général, dépourvues presque complètement de sporanges, et d'un poids de 3 grammes.

2° Un lot de 3 grammes également, formé de folioles prises dans la partie supérieure du pétiole général, et portant sur leur face inférieure de nombreux sporanges adultes, mais encore fermés, et renfermant par suite toutes leurs spores.

Ces deux lots ont été placés à l'obscurité dans deux éprouvettes jaugées à 45 centimètres cubes, et renfermant de l'air atmosphérique normal. La durée de l'expérience a été de cinq

heures et la température moyenne était de 22° centigrades.

Les résultats obtenus sont les suivants :

	CO^2 en pour cent.	$CO^2 + O$ en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.	CO^2 gramme-heure.
Folioles avec sporanges.	12,44	21,12	1,01	0,348
Folioles sans sporanges.	6,69	20,03	0,84	0,187
Air atmosphérique	$O = 21$ $Az = 79$			

Polypodium vulgare.

Sur une même feuille de *Polypodium vulgare* en fructification, j'ai prélevé deux lots :

1° Un lot formé de folioles prises à la base du pétiole principal, dépourvues de sporanges, et pesant 0gr,694.

2° Un lot formé de folioles situées dans la partie moyenne ou vers l'extrémité du pétiole principal et portant sur leur face inférieure de nombreux sporanges, non encore ouverts, d'un poids de 0gr,778.

Ces deux lots ont été placés à l'obscurité dans des éprouvettes jaugées à 18 centimètres cubes et remplies d'air atmosphérique normal. La durée de l'expérience a été de six heures et la température moyenne était de 19°5 centigrades.

Voici les résultats :

	CO^2 en pour cent.	$CO^2 + O$ en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.	CO^2 gramme-heure.
Folioles avec sporanges.	4,98	21,10	1,06	0,187
Folioles sans sporanges.	2,48	20,70	0,92	0,103
Air atmosphérique	$O = 20,87$ $Az = 79,13$			

Asplenium Adianthum-nigrum.

Sur un même pied de cette fougère, j'ai prélevé deux feuilles, l'une sans sporanges, d'un poids de 0gr,204, et l'autre pourvue de sporanges sur sa face inférieure et pesant 0gr,318 ; elles ont été placées dans des éprouvettes jaugées à 18 centimètres cubes et renfermant de l'air atmosphérique normal. La durée de l'expérience a été de six heures et demie et la température moyenne de 19°5 centigrades.

Les résultats obtenus sont les suivants :

	CO^2 en pour cent.	$CO^2 + O$ en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.	CO^2 gramme-heure.
Feuilles à sporanges....	1,96	20,88	1,01	0,167
Feuilles sans sporanges.	0,96	20,73	0,86	0,128

Air atmosphérique.................. $\begin{cases} O = 20,85 \\ Az = 76,15 \end{cases}$

Equisetum maximum.

Sur un pied d'*Equisetum maximum*, j'ai prélevé un lot de tiges fructifères formé des parties supérieures sporifères et pesant 4gr,458 et un deuxième lot formé des parties inférieures stériles, et pesant 5gr,801. Ces deux lots ont été placés dans des éprouvettes jaugées à 45 centimètres cubes et remplies d'air atmosphérique normal. L'expérience a duré quatre heures vingt minutes et la température moyenne était de 20° centigrades. Les résultats des analyses sont les suivants :

	CO^2 en pour cent.	$CO^2 + O$ en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.	CO^2 gramme-heure.
Épis fructifères........	4,77	20,15	0,83	0,100
Bases végétatives......	3,65	20,10	0,78	0,056

Air atmosphérique.................. $\begin{cases} O = 20,90 \\ Az = 79,10 \end{cases}$

Ces quelques expériences montrent nettement que les feuilles reproductrices des Cryptogames vasculaires présentent les mêmes particularités physiologiques que celles des Phanérogames, c'est-à-dire possèdent une intensité respiratoire plus active, et un quotient respiratoire plus élevé que les feuilles végétatives.

On peut aussi tirer de ces expériences une autre conclusion : dans les Fougères telles que le *Polypodium vulgare* et le *Pteris aquilina*, les folioles reproductrices présentent la même constitution anatomique que les folioles végétatives ; elles n'en diffèrent que par ce fait qu'elles portent à leur surface des sporanges ; les particularités respiratoires qu'elles présentent sont donc attribuables à la présence de ces organes et, en particulier, aux spores qu'ils renferment, et qui, à l'état de maturité, forment la plus grande partie de leur masse.

Nous pouvons donc conclure de ces expériences que chez les Cryptogames vasculaires, les cellules sexuelles (spores) présentent une activité respiratoire plus considérable et un quotient respiratoire plus élevé que les cellules végétatives de la feuille.

Nous ne pouvons pas tirer en ce qui concerne les Phanéro-

games cette conclusion de nos expériences précédentes sur ces plantes, car chez ces végétaux, le filet qui porte les microsporanges forme une partie très appréciable de l'étamine et souvent plus volumineuse que l'anthère même ; il nous faut donc, si nous voulons généraliser nos conclusions, faire de nouvelles expériences en séparant dans l'étamine le filet et l'anthère. Voici les expériences que j'ai faites dans ce but.

Antirrhinum majus.

3 lots d'organes comprenant :

Un lot d'anthères, de poids $p = 0^{gr},137$.

Un lot de filets, de poids $p = 0^{gr},132$.

Un lot de feuilles, de poids $p = 1^{gr},092$, ont été placés à l'obscurité, dans des éprouvettes jaugées à 4 centimètres cubes pour les deux premiers lots, et à 10 centimètres cubes pour le troisième, et renfermant de l'air atmosphérique normal. La durée de l'expérience a été de cinquante minutes et la température moyenne de 24° centigrades.

Résultats des analyses :

	CO^2 en pour cent.	$CO^2 + O$ en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.	CO^2 gramme-heure.
Anthères....	4,24	20,30	0,87	1,46
Filets.......	1,92	20,84	1,02	0,674
Feuilles.....	1,67	20,33	0,73	0,181

Air atmosphérique.................. { O = 20,80 ; Az = 79,20 }

Tropæolum majus.

3 lots comprenant :

Un lot d'anthères, de poids $p = 0^{gr},255$.

Un lot de filets, de poids $p = 0^{gr},100$.

Un lot de feuilles, de poids $p = 1^{gr},102$, ont été placés à l'obscurité, dans des éprouvettes jaugées à 10 centimètres cubes, remplies d'air atmosphérique normal. La durée de l'expérience a été de une heure et la température était de 25° centigrades.

Les résultats des analyses sont les suivants :

	CO^2 en pour cent.	$CO^2 + O$ en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.	CO^2 gramme-heure.
Anthères.....	4,77	20,82	1,00	1,82
Filets........	0,87	20,76	0,92	0,863
Feuilles......	4,00	19,77	0,75	0.355

Air atmosphérique.................. $\begin{cases} O = 20{,}82 \\ Az = 79{,}18 \end{cases}$

Acanthus mollis.

3 lots d'organes comprenant :

Un lot d'anthères, de poids $p = 0^{gr},880$.

Un lot de filets, de poids $p = 0^{gr},640$.

Un lot de feuilles, de poids $p = 0^{gr},524$, ont été placés à l'obscurité, dans des éprouvettes jaugées à 10 centimètres cubes, contenant de l'air atmosphérique normal. La durée de l'expérience a été de deux heures, et la température moyenne était de 22° centigrades.

Les résultats des analyses furent les suivants :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 gramme-heure.
Anthères....................	9,06	0,371
Filets........................	5,14	0,300
Feuilles......................	2,75	0,198

Melianthus major.

3 lots comprenant :

1 lot d'anthères, de poids $p = 0^{gr},165$.

1 lot de filets, de poids $p = 0^{gr},222$.

1 lot de feuilles, de poids $p = 0^{gr},571$, ont été placés à l'obscurité, dans des éprouvettes jaugées à 10 centimètres cubes, remplies d'air atmosphérique normal. L'expérience à duré deux heures quinze minutes et la température moyenne était de 23° centigrades.

Voici les résultats fournis :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 gramme-heure.
Anthères....................	2,65	0,711
Filets........................	2,39	0,467
Feuilles......................	2,24	0,164

Celsia cretica.

3 lots d'organes comprenant :

1 lot d'anthères, de poids $p = 0^{gr},152$.

1 lot de filets, de poids $p = 0^{gr}, 055$.

1 lot de feuilles, de poids $p = 0^{gr},351$, ont été placés à l'obscurité, dans des éprouvettes renfermant de l'air atmosphérique normal, et jaugées à 4 centimètres cubes. L'expérience a duré

deux heures quinze minutes et la température moyenne était de 22° centigrades.

Voici les résultats obtenus :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 gramme-heure.
Anthères	7,66	0,970
Filets	1,26	0,222
Feuilles	3,01	0,156

Ces expériences montrent nettement que l'anthère possède une intensité respiratoire plus élevée que celle du filet, qui lui-même dégage, à poids frais égal, plus de gaz carbonique que la feuille. Quant au quotient respiratoire de l'anthère, il est supérieur ou inférieur à celui du filet, mais en tous cas toujours nettement plus élevé que celui de la feuille. Nous pouvons donc étendre aux Phanérogames le résultat que nous a fourni l'étude des Cryptogames vasculaires et formuler cette conclusion :

Les cellules reproductrices (grains de pollen ou spores) des Phanérogames et des Cryptogames vasculaires ont une intensité et un quotient respiratoires nettement supérieurs à ceux des cellules de la feuille.

CHAPITRE II

RESPIRATIONS COMPARÉES DES DIVERSES PIÈCES FLORALES ET DE LA FEUILLE.

Dans ce chapitre j'exposerai les expériences que j'ai faites pour comparer la respiration du calice et de la corolle à celle de la feuille ; chaque fois que cela m'a été possible, j'ai en même temps comparé leur respiration à celle des feuilles reproductrices, mais les expériences de ce genre sont assez délicates à réaliser, car toutes les fleurs ne présentent pas toujours des pièces florales s'isolant facilement les unes des autres, ou présentant un volume suffisant pour dégager des quantités d'anhydride carbonique faciles à mesurer ; c'est ce qui explique les lacunes du deuxième tableau. Pour cette série d'expériences, j'ai prélevé les pistils et les étamines comme pour le chapitre Ier ; les calices et corolles étaient pris sur des fleurs à peine épa-

nouies ou en voie d'épanouissement, et je n'ai comparé leur respiration que lorsque ces deux organes avaient des caractères nettement différents (sépales verts, pétales colorés).

Verbascum Thapsus.

J'ai opéré sur :

Un lot de pistils, de poids $p = 0^{gr},301$.

Un lot d'étamines, de poids $p = 0^{gr},725$.

Un lot de sépales, de poids $p = 0^{gr},878$.

Un lot de pétales, de poids $p = 1^{gr},685$, et un lot de feuilles, de poids $p = 1^{gr},075$, que j'ai placés à l'obscurité, dans des éprouvettes contenant de l'air atmosphérique normal, et jaugées à 10 centimètres cubes pour les deux premiers lots, 25 centimètres cubes pour les deux suivants, et 45 centimètres cubes pour le dernier. La durée de l'expérience a été de deux heures et la température moyenne de 23° centigrades.

Les analyses ont fourni les résultats suivants :

	CO^2 en pour cent.	$CO^2 + O$ en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$	CO^2 gramme-heure.
Pistils..........	5,06	20,70	0,92	0,815
Étamines.......	11,90	19,15	0,83	0,761
Sépales	5,44	20,82	0,95	0,747
Pétales.........	2,57	20,68	0,85	0,177
Feuilles........	1,87	20,75	0,84	0,382
Air atmosphérique..................			O = 21,03 Az = 78,97	

Saponaria officinalis.

J'ai expérimenté sur :

Un lot de sépales, de poids $p = 0^{gr},392$.

Un lot de pétales, de poids $p = 0^{gr},776$, et un lot de feuilles, de poids $p = 0^{gr},789$, que j'ai placés à l'obscurité, dans des éprouvettes contenant de l'air atmosphérique normal, et jaugées à 15 centimètres cubes pour les trois lots. La durée de l'expérience a été de deux heures, et la température moyenne était de 21° centigrades.

	CO^2 en pour cent.	$CO^2 + O$ en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$	CO^2 gramme-heure.
Sépales.........	3,74	20,95	1,02	0,690
Pétales.........	5,78	20,57	0,93	0,529
Feuilles	5,00	20,00	0,82	0,450
Air atmosphérique.........			O = 20,89 Az = 79,11	

Canna indica.

J'ai séparé :

Un lot de pistils, de poids $p = 1^{gr},085$.

Un lot d'étamines, de poids $p = 0^{gr},561$.

Un lot de pétales, de poids $p = 1^{gr},476$.

Un lot de feuilles, de poids $p = 2^{gr},155$, que j'ai placés à l'obscurité, dans des éprouvettes remplies d'air atmosphérique normal, et jaugées à 10 centimètres cubes pour les deux premiers lots, à 15 centimètres cubes pour le troisième, et à 25 centimètres cubes pour le dernier. La durée de l'expérience a été de deux heures et la température moyenne de 22° centigrades.

	CO^2 en pour cent.	$CO^2 + O$ en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.	CO^2 gramme-heure.
Pistils..........	10,11	16,65	0,78	0,453
Étamines.......	7,12	19,92	0,84	0,653
Pétales.........	5,50	19,81	0,79	0,274
Feuilles........	2,44	20,23	0,72	0,141

Air atmosphérique.................. $O = 20,95$; $Az = 79,15$

Pentstemon gentianoides.

J'ai opéré sur :

Un lot de pistils, de poids $p = 0^{gr},255$.

Un lot d'étamines, de poids $p = 0^{gr},541$.

Un lot de sépales, de poids $p = 0^{gr}.377$.

Un lot de pétales, de poids $p = 0^{gr},783$, et un lot de feuilles, de poids $p = 2^{gr},074$, que j'ai placés à l'obscurité, dans des éprouvettes contenant de l'air atmosphérique normal, et jaugées à 10 centimètres cubes pour les quatre premiers lots, et à 25 centimètres cubes pour le dernier. La durée de l'expérience a été de deux heures, et la température moyenne était de 23° centigrades.

Les analyses ont fourni les résultats suivants :

	CO^2 en pour cent.	$CO^2 + O$ en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.	CO^2 gramme-heure.
Pistils..........	3,61	20,81	0,94	0,689
Étamines.......	6,90	20,35	0,89	0,602
Sépales.........	4,40	20,46	0,84	0,571
Pétales.........	6,77	20,01	0,87	0,398
Feuilles........	5,43	19,66	0,76	0,300

Air atmosphérique..................	O = 20,97 Az = 79,03

Gladiolus gandavensis.

J'ai expérimenté sur :

Un lot de pistils, de poids p = 0gr 782.

Un lot d'étamines, de poids p = 1gr,130.

Un lot de pétales, de poids p = 2gr,722, et un lot de feuilles, de poids p = 2gr,550, que j'ai placés à l'obscurité pendant deux heures, dans des éprouvettes contenant de l'air atmosphérique normal, et jaugées à 15 centimètres cubes pour les deux premiers lots et le quatrième, et à 45 centimètres cubes pour le troisième lot. La température moyenne était de 23° centigrades.

Les résultats des analyses sont les suivants :

	CO^2 en pour cent.	$CO^2 + O$ en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.	CO^2 gramme-heure.
Pistils..........	7,85	20,33	0,90	0,713
Étamines.......	4,37	20,06	0,77	0,268
Pétales.........	1,96	20,37	0,72	0,152
Feuilles........	7,68	17,64	0,64	0,175

Air atmosphérique..................	O = 20,90 Az = 79,10

Papaver Rhæas.

J'ai opéré sur :

Un lot de pistils, de poids p = 0gr,717.

Un lot d'étamines, de poids p = 0gr,275.

Un lot de sépales, de poids p = 0gr,445.

Un lot de pétales, de poids p = 0gr699, et un lot de feuilles, de poids p = 1gr,128, que j'ai placés à l'obscurité dans des éprouvettes remplies d'air atmosphérique normal, et jaugées à 10 centimètres cubes pour les quatre premiers lots, et à 25 centimètres cubes pour le dernier. La durée de l'expérience a été de trois heures vingt minutes, pour les quatre premiers lots et de trois heures un quart pour le cinquième ; la température moyenne était de 22° centigrades.

Voici les résultats des analyses :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 gramme-heure.
Pistils......................	17,79	0,690
Étamines....................	9,82	1,041
Sépales.....................	6,06	0,390
Pétales......................	9,21	0,367
Feuilles.....................	4,97	0,332

Bégonia Rex.

J'ai expérimenté sur :

Un lot de pistils, de poids $p = 1$ grammes.

Un lot d'étamines, de poids $p = 0^{gr},227$.

Un lot de pétales, de poids $p = 2^{gr},117$, et un lot de feuilles, de poids $p = 1^{gr},838$, que j'ai placés à l'obscurité pendant deux heures, dans des éprouvettes contenant de l'air atmosphérique normal, et jaugées à 10 centimètres cubes pour les deux premiers lots, et à 15 centimètres cubes pour les deux autres. La température était de 20° centigrades.

Le dosage du gaz carbonique a donné les résultats suivants :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 gramme-heure.
Pistils	6,85	0,308
Étamines	2,07	0,434
Pétales	10,58	0,311
Feuilles	8,25	0,296

Lavatera Olbia.

J'ai opéré sur :

Un lot de pistils, de poids $p = 0^{gr},214$.

Un lot d'étamines, de poids $p = 0^{gr},863$.

Un lot de sépales, de poids $p = 0^{gr},834$.

Un lot de pétales, de poids $p = 1^{gr},674$, et un lot de feuilles, de poids $p = 2^{gr},387$, que j'ai placés à l'obscurité, dans des éprouvettes contenant de l'air atmosphérique normal, et jaugées à 25 centimètres cubes pour les deux premiers lots, 15 centimètres cubes pour les deux suivants et 45 centimètres cubes pour le dernier. La durée de l'expérience a été de deux heures, et la température moyenne de 22° centigrades.

Voici les résultats des analyses :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 gramme-heure.
Pistils	2,59	0,894
Étamines	7,04	0,576
Sépales	4,25	0,615
Pétales	4,35	0,303
Feuilles	4,17	0,394

Celsia cretica.

J'ai expérimenté sur :

Un lot de sépales adultes, de poids $p = 0^{gr},136$.

Un lot de pétales adultes, de poids $p = 0^{gr},260$, et un lot de feuilles de poids $p = 1^{gr},108$ que j'ai placés à l'obscurité, dans des éprouvettes renfermant de l'air atmosphérique normal, et jaugées à 4 centimètres cubes pour les deux premiers lots, et à 10 centimètres cubes pour le troisième. La durée de l'expérience a été de une heure, et la température moyenne était de 24° centigrades.

Voici les résultats des analyses :

	CO^2 en pour cent.	$CO^2 + O$ en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.	CO^2 gramme heure.
Sépales......	2,73	20,83	1,00	0,775
Pétales......	3,72	20,74	0,97	0,535
Feuilles.....	3,91	19,69	0,73	0,313

J'ai réuni tous les résultats de ces expériences dans le tableau suivant (Tableau II).

Tableau II. — **Respirations comparées du Calice, de la Corolle, des Étamines, du Pistil et de la Feuille.**

ESPÈCES EN EXPÉRIENCE.	INTENSITÉ RESPIRATOIRE.					QUOTIENT RESPIRATOIRE.					$\frac{R_s}{R_f}$	$\frac{R_p}{R_f}$	$\frac{R_s}{R_p}$
	Sépales.	Pétales.	Étamines.	Pistil.	Feuilles.	Sépales.	Pétales.	Étamines.	Pistil.	Feuilles.			
Verbascum Thapsus. $t = 23°$.	0,747	0,177	0,761	0,815	0,382	0,95	0,85	0,83	0,92	0,84	1,9	0,46	4,2
Saponaria officinalis. $t = 21°$.	0,690	0,529	»	»	0,450	1,02	0,93	»	»	0,82	1,5	1,1	1,3
Canna indica. $t = 22°$.	»	0,274	0,653	0,453	0,141	»	0,79	0,84	0,78	0,72	»	1,9	»
Pentstemon gentianoides. $t = 23°,5$.	0,571	0,398	0,602	0,689	0,300	0,84	0,87	0,89	0,94	0,76	1,9	1,3	1,4
Gladiolus gandavensis. $t = 23°,5$.	»	0,152	0,268	0,713	0,175	»	0,72	0,77	0,90	0,64	»	0,8	»
Papaver Rhœas. $t = 22°$.	0,390	0,367	1,041	0,690	0,332	»	»	»	»	»	1,1	1,1	1,06
Begonia Rex. $t = 20°$.	»	0,311	0,434	0,308	0,296	»	»	»	»	»	»	1,05	»
Lavatera Olbia. $t = 22°$.	0,615	0,303	0,576	0,894	0,394	»	»	»	»	»	1,5	0,76	2,02
Celsia cretica. $t = 24°$.	0,775	0,535	»	»	0,313	1,00	0,97	»	»	0,73	2,4	1,7	1,7

INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS

Intensité respiratoire. — L'examen du rapport $\frac{R_s}{R_f}$ dans le tableau précédent montre que le calice possède une intensité respiratoire plus élevée que celle de la feuille, les types extrêmes se rencontrent chez le *Celsia Cretica*, où le rapport est égal à 2,4 et le *Papaver Rhœas*, où il n'atteint que 1,1, et entre eux on trouve tous les intermédiaires. Il est à remarquer, cependant, que ce caractère physiologique du calice est moins accentué que pour l'étamine et le pistil, et le tableau précédent permet de constater que, dans les espèces étudiées, les sépales possèdent une intensité respiratoire rarement égale et presque toujours moindre que celle de ces deux organes. Quant au rapport $\frac{R_p}{R_f}$, il est, dans la plupart des espèces étudiées, plus grand que l'unité mais il peut, dans certains cas, s'abaisser au-dessous de l'unité, comme chez les *Verbascum Thapsus*, *Gladiolus gandavensis* et *Lavatera Olbia*.

Si l'on compare à présent les intensités respiratoires des sépales et des pétales, on constate que les sépales offrent toujours la respiration la plus active ; elle peut être même jusqu'à 4,2 fois plus forte que celle des pétales, comme dans le *Verbascum Thapsus* par exemple.

En résumé, si l'on joint les résultats de ce tableau à ceux du tableau précédent, on voit que *les organes de la fleur et la feuille peuvent, dans la plupart des cas, être rangés dans l'ordre suivant d'intensité respiratoire décroissante : 1° Pistil, 2° Étamine, 3° Sépale, 4° Pétale, 5° Feuille.*

Quotient respiratoire. — Si l'on compare les quotients respiratoires du calice et de la corolle à celui de la feuille, on constate que ces quotients sont plus élevés, et si l'on joint ce résultat à celui que nous a fourni la comparaison du pistil et de l'étamine à la feuille, on voit que l'on peut tirer la conclusion suivante : *Les verticilles floraux possèdent tous un quotient respiratoire supérieur à celui de la feuille.*

IV. — VARIATIONS DE LA RESPIRATION DES DIFFÉRENTES PIÈCES FLORALES AVEC L'AGE

Cette partie de mes recherches peut se diviser en trois chapitres : dans le premier, j'étudie la respiration de l'étamine ; dans le second celle du pistil et dans le dernier, celle des pièces du périanthe.

CHAPITRE PREMIER

VARIATIONS DE LA RESPIRATION DE L'ÉTAMINE AVEC L'AGE.

Je me suis proposé dans ce chapitre d'étudier les variations de l'intensité et du quotient respiratoire de l'étamine au cours de son développement. Dans ce but je prélevais sur une même plante et autant que possible sur un même pied des boutons de fleurs de différentes tailles, depuis les plus petits jusqu'à ceux qui étaient sur le point de s'épanouir ; je répartissais ces boutons en deux ou trois lots de dimensions croissantes, chaque lot contenant des boutons sensiblement de même grosseur, et j'en extrayais les étamines ; j'obtenais ainsi deux ou trois lots d'étamines à des stades de développement de plus en plus avancés, et j'étudiais leur respiration d'après la technique adoptée dans ce travail. J'avais soin également de compter les étamines contenues dans chaque lot de façon à pouvoir calculer l'intensité respiratoire rapportée à l'unité d'organe.

Voici le détail des expériences faites à ce sujet :

Acanthus mollis.

J'ai prélevé :

Un lot de 21 étamines jeunes, de poids $p = 0^{gr},601$.

Un lot de 15 étamines d'âge moyen, de poids $p = 0^{gr},762$.

Un lot de 16 étamines d'âge adulte, de poids $p = 0^{gr},834$, que j'ai placés dans des éprouvettes, à l'obscurité, renfermant de l'air atmosphérique normal, et jaugées à 10 centimètres cubes pour les deux premiers lots, et à 15 centimètres cubes pour le troisième. La durée de l'expérience a été de deux heures

quarante minutes et la température moyenne était de 21° centigrades.

Les résultats des analyses sont les suivants :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 gramme-heure.	CO^2 par heure et étamine.
Étamines jeunes.......	5,60	0,327	0,0094
Étamines d'âge moyen.	11,53	0,524	0,0266
Étamines adultes......	4,75	0,295	0,0154

	$CO^2 + O$ en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.
Étamines jeunes	20,70	0,97
Étamines d'âge moyen........	20,04	0,91
Étamines adultes.............	19,95	0,79
Air atmosphérique..................	O = 20,90 Az = 79,10	

Melianthus major.

J'ai expérimenté sur :

Un lot de 29 étamines jeunes, de poids $p = 0^{gr},249$.

Un lot de 27 étamines d'âge moyen, de poids $p = 0^{gr},365$.

Un lot de 14 étamines adultes, de poids $p = 0^{gr},264$, que j'ai placés à l'obscurité, dans des éprouvettes contenant de l'air atmosphérique normal, et jaugées à 10 centimètres cubes. La durée de l'expérience a été de deux heures trois quarts, et la température moyenne de 20° centigrades.

Les analyses ont donné les résultats suivants :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 gramme-heure.	CO^2 par heure et par étamine.
Étamines jeunes.......	4,08	0,618	0,00498
Étamines d'âge moyen.	4,93	0,498	0,00639
Étamines adultes......	3,98	0,568	0,0105

	$CO^2 + O$ en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.
Étamines jeunes	20,71	0,94
Étamines d'âge moyen.......	20,43	0,89
Étamines adultes............	20,56	0,90
Air atmosphérique..................	O = 20,90 Az = 79,10	

Ornithogalum arabicum.

J'ai prélevé :

Un lot de 24 étamines jeunes, de poids $p = 0^{gr},325$.

Un lot de 17 étamines d'âge moyen, de poids $p = 0^{gr},346$.

Un lot de 18 étamines adultes, de poids $p = 0^{gr},473$, que j'ai placés dans des éprouvettes renfermant de l'air atmosphérique normal, mises à l'obscurité, et jaugées à 10 centimètres cubes.

La durée de l'expérience a été de deux heures, et la température moyenne de 20° centigrades.

Voici les résultats des analyses :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 gramme-heure.	CO^2 par heure et par étamine.
Étamines jeunes.......	3,31	0,492	0,00667
Étamines d'âge moyen.	2,08	0,290	0,00577
Étamines adultes......	1,99	0,200	0,00526

	$CO^2 + O$ en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.
Étamines jeunes	20,66	0,91
Étamines d'âge moyen........	20,60	0,84
Étamines adultes..........	20,52	0,80
Air atmosphérique..................	$O = 20,90$	$Az = 79,10$

Agave attenuata.

J'ai expérimenté sur :

Un lot de 17 étamines d'âge moyen, de poids $p = 0^{gr}611$.

Un lot de 15 étamines, adultes, de poids $p = 0^{gr},601$ que j'ai placés à l'obscurité, dans des éprouvettes contenant de l'air atmosphérique normal, et jaugées au volume de 10 centimètres cubes. La durée de l'expérience a été de deux heures, et la température moyenne de 15° centigrades.

Les analyses ont donné les résultats suivants :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 gramme-heure.	CO^2 par heure et par étamine.
Étamines d'âge moyen..	3,13	0,240	0,183
Étamines adultes.......	2,68	0,209	0,210

	$CO^2 + O$ en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.
Étamines d'âge moyen.......	20,23	0,78
Étamines adultes............	20,18	0,74
Air atmosphérique..................	$O = 20,90$	$Az = 79,10$

Scilla peruviana.

J'ai opéré sur ;

Un lot de 53 étamines jeunes, de poids $p = 0^{gr},090$, et un lot de 38 étamines adultes, de poids $p = 0,081$, que j'ai placés à l'obscurité dans des éprouvettes contenant de l'air atmosphérique normal, et jaugées à 4 centimètres cubes. L'expérience a duré deux heures, à une température moyenne de 21° centigrades.

Les analyses ont donné les résultats suivants :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 gramme-heure.	CO^2 par heure et par étamine.
Étamines jeunes.....	1,72	0,373	0,000634
Étamines adultes....	1,11	0,268	0,000572

	$CO^2 + O$ en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.
Étamines jeunes	20,49	0,76
Étamines adultes............	20,57	0,72
Air atmosphérique..................	$O = 20,90$ $Az = 79,10$	

Cheiranthus Cheiri.

J'ai prélevé :

Un lot de 55 étamines très jeunes, de poids $p = 0^{gr},103$.

Un lot de 50 étamines d'âge moyen, de poids $p = 0^{gr},113$, que j'ai placés à l'obscurité, dans des éprouvettes contenant de l'air atmosphérique normal, et jaugées à 4 centimètres cubes. La durée de l'expérience a été de trois heures, et la température moyenne de 20° centigrades.

Voici les résultats des analyses :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 gramme-heure.	CO^2 par heure et par étamine.
Étamines très jeunes..	8,27	1,036	0,00195
Étamines d'âge moyen.	8,34	0,952	0,00216

	CO^2 en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.
Étamines très jeunes	20,89	1,00
Étamines d'âge moyen.......	19,61	0,83
Air atmosphérique...	$O = 20,90$ $Az = 79,10$	

Tecoma capensis.

J'ai expérimenté sur :

Un lot de 45 étamines jeunes, de poids $p = 0^{gr},2028$.

Un lot de 30 étamines d'âge moyen, de poids $p = 0^{gr},212$, et un lot de 28 étamines adultes, de poids $p = 0^{gr},3006$, que j'ai placés à l'obscurité, dans des éprouvettes remplies d'air atmosphérique normal, et jaugées à 10 centimètres cubes. La durée de l'expérience a été de trois heures, et la température moyenne de 15° 5 centigrades.

Les analyses ont donné les résultats suivants :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 gramme-heure.	CO^2 par heure et par étamine.
Étamines jeunes.......	3,26	0,525	0,0023
Étamines d'âge moyen.	2,39	0,367	0,0025
Étamines adultes......	2,12	0,294	0,0029

Narcissus Tazetta.

J'ai opéré sur :

Un lot de 50 étamines jeunes, de poids $p = 0^{gr},139$.

Un lot de 35 étamines d'âge moyen, de poids $p = 0^{gr},140$ et un lot de 30 étamines prélevées dans des boutons sur le point de s'ouvrir et de poids $p = 0^{gr},108$, que j'ai placés à l'obscurité, dans des éprouvettes contenant de l'air atmosphérique normal, et jaugées à 4 centimètres cubes. L'expérience a duré deux heures, à une température moyenne de 16° 5 centigrades.

Voici les résultats des analyses :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 gramme-heure.	CO^2 par heure et par étamine.
Étamines jeunes.......	4,02	0,557	0,0014
Étamines d'âge moyen.	3,71	0,509	0,0020
Étamines adultes......	1,45	0,259	0,0009

Aloe arborescens.

J'ai expérimenté sur :

Un lot de 52 étamines jeunes, de poids $p = 0^{gr},124$.

Un lot de 25 étamines d'âge moyen, de poids $p = 0^{gr},3382$,

Un lot de 18 étamines adultes, de poids $p = 0^{gr},4322$, que j'ai placés à l'obscurité, dans des éprouvettes contenant de l'air atmosphérique normal, et jaugées à 4 centimètres cubes. La durée de l'expérience a été de quatre heures, et la température moyenne de 17° centigrades.

Les analyses ont donné les résultats suivants :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 gramme-heure.	CO^2 par heure et par étamine.
Étamines jeunes.......	4,57	0,357	0,0008
Étamines d'âge moyen.	7,65	0,207	0,0028
Étamines adultes......	5,32	0,109	0,0026

Antirrhinum majus.

J'ai prélevé :

Un lot de 20 étamines jeunes, de poids $p = 0^{gr},090$.

Un lot de 14 étamines d'âge moyen, de poids $p = 0^{gr},094$.

Un lot de 16 étamines adultes, de poids $p = 0^{gr},151$, que j'ai

placés à l'obscurité, dans des éprouvettes renfermant de l'air atmosphérique normal, et jaugées à 4 centimètres cubes. La durée de l'expérience a été de une heure cinq minutes, et la température moyenne était de 24° centigrades.

Voici les résultats des analyses :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 gramme-heure.	CO^2 par heure et par étamine.
Étamines jeunes.......	2,01	0,806	0,0362
Étamines d'âge moyen.	2,77	1,06	0,0713
Étamines adultes......	3,00	0,764	0,0664

J'ai résumé les résultats de ce groupe d'expériences dans le tableau suivant (tableau III).

Tableau III. — **Variations de la respiration de l'étamine avec l'âge.**

ESPÈCES EN EXPÉRIENCE.		INTENSITÉ RESPIRATOIRE.			QUOTIENT RESPIRATOIRE.		
		Étamines jeunes.	Étamines d'âge moyen.	Étamines adultes.	Étamines jeunes.	Étamines d'âge moyen.	Étamines adultes.
Acanthus mollis........ $t = 21°$.	g-h e-h	0,327 0,0094	0,524 0,0266	0,295 0,0154	0,97	0,91	0,79
Melianthus major...... $t = 20°$.	g-h e-h	0,618 0,00498	0,498 0,00639	0,568 0,0105	0,94	0,89	0,90
Ornithogalum arabicum. $t = 20°$.	g-h e-h	0,492 0,00667	0,290 0,00577	0,200 0,00526	0,91	0,84	0,80
Agave attenuata....... $t = 15°$.	g-h e-h	» »	0,240 0,183	0,209 0,210	»	0,78	0,74
Scilla peruviana....... $t = 21°$.	g-h e-h	0,373 0,000634	» »	0,268 0,000572	0,77	»	0,73
Cheiranthus Cheiri..... $t = 20°,5$.	g-h e-h	1,036 0,00195	0,952 0,00216	» »	1,00	0,83	»
Tecoma capensis....... $t = 15°,5$.	g-h e-h	0,525 0,0023	0,367 0,0025	0,294 0,0029	»	»	»
Narcissus Tazetta...... $t = 16°,5$.	g-h e-h	0,557 0,0014	0.509 0,0020	0,259 0,0009	»	»	»
Aloe arborescens....... $t = 17°$.	g-h e-h	0,357 0,0008	0,207 0,0028	0,109 0,0026	»	»	»
Antirrhinum majus.... $t = 24°$.	g-h e-h	0,806 0,0362	1,06 0,0713	0,764 0,0664	»	»	»

INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS

Intensité respiratoire. — Les résultats concernant les variations au cours du développement de l'intensité respiratoire, calculée pour un gramme de poids frais respirant pendant une heure, sont très concordants ; si l'on considère seulement les stades extrêmes, on constate que les étamines adultes présentent une intensité respiratoire moindre que celle des étamines jeunes, c'est du reste une particularité physiologique qu'elles possèdent en commun avec tous les organes végétaux, notamment avec les feuilles. Si l'on considère comment se fait la transition d'un des stades à l'autre, en examinant les états intermédiaires (âge moyen), on voit que ce passage peut s'effectuer très différemment.

Dans les *Tecoma capensis*, *Narcissus Tazetta*, *Aloe arborescens*, *Ornithogalum arabicum*, les stades d'âge moyen ont une respiration intermédiaire entre les deux stades extrêmes, de sorte que l'intensité respiratoire décroît d'une manière continue au cours du développement ; mais dans les *Acanthus mollis*, *Antirrhinum majus*, *Melianthus major*, les stades intermédiaires ont des intensités soit plus élevées, soit plus faibles que les états extrêmes ; il y a, en résumé, un minimum ou un maximum de l'intensité respiratoire. Quelle est la signification physiologique de ces variations ? Il est impossible de la préciser sans une étude approfondie de ces cas particuliers, ce qui nous aurait entraîné en dehors des limites de ce travail.

Si on examine maintenant les variations de l'intensité respiratoire calculée pour une étamine respirant pendant une heure, nous constatons des faits intéressants :

Chez les *Tecoma capensis*, *Melianthus major*, *Agave attenuata*, l'intensité respiratoire rapportée à l'organe va constamment en croissant ; ce fait n'a rien de surprenant, puisque l'on constate généralement que le volume total de CO^2, dégagé par un organe végétal, va en croissant, tant que cet organe continue à se développer ; c'est ce que nous constaterons plus loin pour le calice, la corolle, et ce qui a été constaté déjà pour la fleur entière. Mais dans les étamines de *Scilla peruviana*, *Narcissus Tazetta*, *Acanthus mollis*, *Aloe arborescens*, *Ornithogalum arabicum*, on

observe un accroissement de l'activité respiratoire pour l'âge jeune ou moyen et une décroissance plus ou moins accentuée pour l'étamine adulte. Le fait est particulièrement net chez les *Narcissus Tazetta* et *Acanthus mollis* où la respiration s'abaisse dans les proportions de $\frac{1}{2,2}$ et $\frac{1}{1,7}$. Il y a là une particularité physiologique qui semble spéciale aux étamines ; or, dans cet organe, c'est l'anthère qui possède la respiration la plus intense, et qui présente une évolution toute spéciale, il est donc vraisemblable d'attribuer cet abaissement de l'intensité respiratoire de l'étamine, à une diminution dans l'activité respiratoire de l'anthère. Afin de confirmer cette hypothèse, j'ai étudié séparément les variations de l'intensité respiratoire du filet et de l'anthère à différents stades de développement chez les *Acanthus mollis* et *Antirrhinum majus*, et voici les résultats des expériences :

Première expérience (Acanthus mollis).

Trois lots de filets d'*Acanthus mollis* ainsi répartis :

Un lot de 22 filets jeunes, de poids $0^{gr},092$.

Un lot de 16 filets d'âge moyen, d'un poids de $0^{gr},236$.

Un lot de 12 filets adultes, de poids $0^{gr},238$ furent placés à l'obscurité, dans des éprouvettes jaugées à 10 centimètres cubes, et renfermant de l'air atmosphérique normal. La durée de l'expérience a été de quatre heures, et la température moyenne était de 22° centigrades.

Voici les résultats tirés de cette expérience :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 par heure et filet.
Filets jeunes	1,46	0,00164
Filets d'âge moyen	2,47	0,00376
Filets adultes	3,13	0,00636

Deuxième expérience (Acanthus mollis).

J'ai opéré sur trois lots d'anthères d'âges différents ainsi répartis :

Un lot de 10 anthères jeunes, d'un poids de $0^{gr},316$.

Un lot de 10 anthères d'âge moyen, d'un poids de $0^{gr},395$.

Un lot de 11 anthères adultes, d'un poids de $0^{gr},462$, qui ont

été placés à l'obscurité, dans des éprouvettes de 10 centimètres cubes, et remplies d'air atmosphérique normal. La durée des expériences a été de une heure, et la température moyenne était de 24° centigrades.

Les analyses ont donné les résultats suivants :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 par heure et anthère.
Anthères jeunes....................	2,46	0,0238
Anthères d'âge moyen..............	5,01	0,0482
Anthères adultes....................	2,90	0,0251

Troisième expérience (*Antirrhinum majus*).

J'ai opéré sur des filets d'*Antirrhinum majus* ainsi répartis selon leur état de développement :

Un lot de 16 filets jeunes, d'un poids de 0^{gr},016.

Un lot de 16 filets d'âge moyen, d'un poids de 0^{gr},039.

Un lot de 16 filets adultes, d'un poids de 0^{gr},078, qui ont été placés à l'obscurité, dans des éprouvettes de 4 centimètres cubes renfermant de l'air atmosphérique normal. L'expérience a duré une heure vingt minutes, et la température était de 25° centigrades.

Voici les résultats des analyses :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 par heure et filet.
Filets jeunes......................	0,55	0,00100
Filets d'âge moyen................	1,06	0,00196
Filets adultes......................	1,57	0,00288

Quatrième expérience (*Antirrhinum majus*).

J'ai opéré sur trois lots d'anthères d'âge différents ainsi répartis :

Un lot de 20 anthères jeunes, d'un poids de 0^{gr},075.

Un lot de 20 anthères d'âge moyen, d'un poids de 0^{gr},110.

Un lot de 20 anthères adultes, d'un poids de 0^{gr},076, qui furent placés à l'obscurité, dans des éprouvettes de 4 centimètres cubes, renfermant de l'air atmosphérique normal. L'expérience a duré une heure dix minutes, et la température moyenne était de 20° centigrades.

Les analyses ont donné les résultats suivants :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 par heure et anthère.
Anthères jeunes	1,69	0,00284
Anthères d'âge moyen.............	5,69	0,00948
Anthères adultes..................	2,72	0,00457

Les expériences 1 et 3 démontrent nettement que le filet se comporte comme les organes végétaux en général, c'est-à-dire possède une respiration qui va en croissant avec son développement, tandis que les expériences 2 et 4 prouvent que la respiration de l'anthère va en croissant jusqu'à un état moyen, puis diminue ensuite jusqu'à l'état adulte. Or, l'anthère est composée : 1° des cellules du connectif qui sont tout à fait comparables à celles du filet, et dont l'évolution de la respiration doit être la même, et 2° des grains de pollen. On peut donc conclure des expériences précédentes que la respiration des grains de pollen va d'abord en croissant jusqu'à un certain stade, puis diminue ensuite dans des proportions considérables. Il est assez logique de supposer que cette décroissance de la respiration correspond au passage à un état de vie ralentie où le grain de pollen consomme ses réserves d'une manière moins active, et où il peut attendre plus longtemps la réalisation des conditions physiologiques nécessaires à sa germination.

Comment expliquer alors le cas des plantes telles que les *Tecoma capensis*, *Melianthus major*, *Agave attenuata*, où la respiration de l'étamine rapportée à l'organe va sans cesse en croissant? Il est tout d'abord à remarquer que les variations de l'intensité respiratoire de l'étamine ne suivent pas forcément les variations de l'anthère ; le filet, qui, en général, se développe dans des proportions beaucoup plus considérables que l'anthère au cours de l'évolution du bouton floral, peut prendre une part prépondérante dans le gaz carbonique dégagé, arriver à masquer les particularités de la respiration de l'anthère et faire observer un dégagement de gaz carbonique qui irait constamment en croissant.

De plus, d'autres causes peuvent aussi intervenir pour expliquer le cas des plantes qui semblent faire exception, notamment le petit nombre des grains de pollen, ou encore l'avortement de ceux-ci qui réduit à très peu de chose le rôle des

cellules sexuelles dans la respiration de l'étamine totale.

Parmi les trois exceptions citées plus haut, j'en ai étudié une plus complètement, l'*Agave attenuata*, afin d'essayer d'en déterminer les raisons. Une étude analogue pourrait être faite pour les autres espèces. Voici les expériences que j'ai faites à ce sujet.

Première expérience.

J'ai prélevé :

Un lot de 9 filets adultes, pesant 0gr,310.

Un lot de 48 anthères jeunes, pesant 0gr,168.

Un lot de 18 anthères d'âge moyen, pesant 0gr,380.

Un lot de 16 anthères adultes, pesant 0gr,559, qui ont été placés à l'obscurité, dans des éprouvettes de 10 centimètres cubes renfermant de l'air atmosphérique normal. La durée de l'expérience a été de une heure et demie, et la température moyenne était de 13° centigrades.

Les analyses ont donné les résultats suivants :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 gramme-heure.	CO^2 organe-heure.
Filets adultes	2,01	0,418	0,0144
Anthères jeunes.......	1,18	0,393	0,00137
Anthères d'âge moyen.	1,86	0,195	0,00408
Anthères adultes......	1,65	0,185	0,00649

Deuxième expérience.

Cette expérience a été faite pour étudier les stades voisins de l'état adulte chez l'anthère.

J'ai opéré sur :

Un lot de 17 anthères bien développées, pesant 0gr,611.

Un lot de 17 anthères plus âgées, pesant 0gr,652.

Un lot de 15 anthères adultes, pesant 0gr,601 qui ont été placés à l'obscurité, dans des éprouvettes de 10 centimètres cubes et renfermant de l'air atmosphérique normal. L'expérience a duré deux heures, et la température était de 15° centigrades.

Les résultats des analyses sont les suivants :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 gramme-heure.	CO^2 anthère-heure.
Anthères bien développées..	3,13	0,240	0,0183
Anthères presque adultes....	3,05	0,218	0,0203
Anthères adultes............	2,68	0,209	0,0210

Ces expériences nous démontrent que dans le cas de l'*Agave attenuata* l'anthère possède une intensité respiratoire (rapportée à l'organe respirant pendant une heure) qui va sans cesse en croissant jusqu'à l'état adulte, et, en second lieu, que l'intensité respiratoire de l'anthère (calculée pour un gramme de poids frais respirant pendant une heure) est inférieure à celle du filet. Ces deux contradictions avec les résultats précédents m'ont conduit à penser que les grains de pollen ne présentaient pas les caractères physiologiques normaux, et pour me rendre compte exactement de leur constitution, je l'ai étudiée sur des coupes pratiquées après fixation au liquide de Flemming, et inclusion à la paraffine. J'ai ainsi constaté qu'à partir du stade des tétrades, les grains de pollen entraient en régression, et devenaient de plus en plus pauvres en protoplasme. L'anthère se comporte donc comme si elle était réduite à son connectif et sa paroi, et il n'est donc pas surprenant que l'évolution de sa respiration soit la même que celle du filet.

En résumé, on peut conclure des expériences précédentes que, dans une étamine *normale*, la respiration de l'anthère s'abaisse à partir d'un certain état de développement, tandis que celle du filet va sans cesse en croissant. Or ces deux organes ont achevé, au stade où nous les prélevons, leurs divisions cellulaires et conservent le même nombre de cellules pendant toute la période de leur évolution que nous avons étudiée ; on peut donc tirer de ce qui précède les conclusions suivantes :

1° *La respiration totale des cellules végétatives de l'étamine va sans cesse en croissant avec le développement.*

2° *La respiration totale des cellules reproductrices de l'étamine croît jusqu'à un certain stade pour diminuer ensuite.*

La première conclusion peut s'appliquer aux autres cellules végétatives de la fleur, car on peut faire au sujet des sépales et des pétales, que nous étudierons plus loin, les mêmes remarques que pour le filet, au point de vue du nombre de leurs cellules.

Quotient respiratoire. — Le quotient respiratoire est allé en s'abaissant avec le développement chez toutes les espèces où nous l'avons étudié.

CHAPITRE II

Variations de la respiration du pistil avec l'age

Dans ce chapitre, j'ai étudié comment varie, avec le développement, la respiration du pistil. J'ai employé la même méthode que pour l'étamine, et, de même que dans le chapitre précédent l'intensité respiratoire a été rapportée à l'unité de poids et à l'unité d'organe.

Voici le détail des expériences :

Acanthus mollis.

J'ai opéré sur :

Un lot de 10 pistils jeunes, de poids $p = 0^{gr},352$.

Un lot de 7 pistils d'âge moyen, de poids $p = 0^{gr},585$, et un lot de 7 pistils adultes, de poids $p = 0^{gr},784$, que j'ai placés à l'obscurité, dans des éprouvettes remplies d'air atmosphérique normal, et jaugées à 10 centimètres cubes pour les deux premiers lots, et à 15 centimètres cubes pour le troisième. La durée de l'expérience à été de deux heures quarante minutes, et la température moyenne de 21° centigrades.

Voici le résultat des expériences :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 gramme-heure.	CO^2 par heure et par pistil.
Pistils jeunes..........	3,07	0,308	0,00179
Pistils d'âge moyen....	4,47	0,271	0,0226
Pistils adultes.........	3,65	0,248	0,0283

	$CO^2 + O$ en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.
Pistils jeunes	20,62	0,89
Pistils d'âge moyen	20,41	0,87
Pistils adultes....................	20,60	0,90
Air atmosphérique.......................	$O = 20,90$ $Az = 79,10$	

Mélianthus major.

J'ai opéré sur :

Un lot de 6 pistils jeunes, de poids $p = 0^{gr},129$.

Un lot de 7 pistils adultes, de poids $p = 0^{gr},110$, que j'ai placés à l'obscurité, dans des éprouvettes remplies d'air atmosphérique normal, et jaugées à 4 centimètres cubes. La durée

de l'expérience a été de deux heures trois quarts, et la température moyenne de 20° centigrades.

Les analyses ont donné les résultats suivants :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 gramme-heure.	CO^2 par heure et par pistil
Pistils jeunes.........	4,76	0,519	0,00418
Pistils adultes........	5,86	0,753	0,0138

	$CO^2 + O$ en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.
Pistils jeunes....................	20,45	0,89
Pistils adultes....................	20,76	0,97
Air atmosphérique......................	$O = 20,90$; $Az = 79,10$	

Ornithogalum arabicum.

J'ai expérimenté sur :

Un lot de 13 pistils jeunes, de poids $p = 0^{gr},334$.

Un lot de 8 pistils d'âge moyen, de poids $p = 0^{gr},519$.

Un lot de 6 pistils adultes, de poids $p = 0^{gr},834$, que j'ai placés à l'obscurité, dans des éprouvettes contenant de l'air atmosphérique normal, et jaugées à 10 centimètres cubes pour les deux premiers lots et à 15 centimètres cubes pour le troisième. La durée de l'expérience a été de deux heures, et la température moyenne était de 20° centigrades.

Voici les résultats des analyses :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 gramme-heure.	CO^2 par heure et par pistil.
Pistils jeunes.........	2,35	0,340	0,00873
Pistils d'âge moyen...	3,23	0,295	0,0191
Pistils adultes........	5,70	0,473	0,0657

	$CO^2 + O$ en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.
Pistils jeunes....................	20,69	0,90
Pistils d'âge moyen..............	20,76	0,94
Pistils adultes....................	20,90	1,00
Air atmosphérique......................	$O = 20,90$; $Az = 79,10$	

Agave attenuata.

J'ai expérimenté sur :

Un lot de 9 pistils jeunes, de poids $p = 0^{gr},491$.

Un lot de 10 pistils d'âge moyen, de poids $p = 1^{gr},445$.

Un lot de 4 pistils adultes, de poids $p = 1^{gr},687$, que j'ai placés à l'obscurité, dans des éprouvettes contenant de l'air atmosphérique normal, et jaugées à 10 centimètres cubes. La

durée de l'expérience a été de deux heures, et la température moyenne de 14° centigrades.

Voici les résultats des analyses :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 gramme-heure.	CO^2 par heure et par pistil
Pistils jeunes........	3,47	0,336	0,01833
Pistils d'âge moyen...	4,29	0,126	0,01835
Pistils adultes........	4,45	0,109	0,0462

	$CO^2 + O$ en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.
Pistils jeunes....................	20,66	0,92
Pistils d'âge moyen	19,34	0,68
Pistils adultes....................	19,33	0,69
Air atmosphérique........................	$O = 20,90$	$Az = 79,10$

Scilla peruviana.

J'ai isolé :

Un lot de 16 pistils jeunes, de poids $p = 0^{gr},093$, et un lot de 16 pistils adultes, de poids $p = 0^{gr},146$, que j'ai placés à l'obscurité, dans des éprouvettes renfermant de l'air atmosphérique normal, et jaugées à 4 centimètres cubes. La durée de l'expérience a été de deux heures, et la température moyenne était de 20° centigrades.

Voici les résultats obtenus :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 gramme-heure.	CO^2 par heure et par pistil.
Pistils jeunes	1,47	0,308	0,00179
Pistils adultes........	5,06	0,667	0,00609

	$CO^2 + O$ en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.
Pistils jeunes	20,55	0,77
Pistils adultes....................	21,06	1,04
Air atmosphérique........................	$O = 20,90$	$Az = 79,10$

Cheiranthus Cheiri.

J'ai expérimenté sur :

Un lot de 30 pistils très jeunes, de poids $p = 0^{gr},056$.

Un lot de 19 pistils d'âge moyen, de poids $p = 0^{gr},074$, que j'ai placés à l'obscurité, dans des éprouvettes contenant de l'air atmosphérique normal, et jaugées à 4 centimètres cubes. La durée de l'expérience a été de 3 heures, et la température de 20°5 centigrades.

Les analyses ont donné les résultats suivants :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 gramme-heure.	CO^2 par heure et par pistil.
Pistils très jeunes	3,73	0,872	0,00163
Pistils d'âge moyen...	4,99	0,880	0,00343

	$CO^2 + O$ en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.
Pistils très jeunes...............	20,40	0,85
Pistils d'âge moyen..............	19,07	0,68
Air atmosphérique.....................		$O = 20,90$ $Az = 79,10$

Narcissus Tazetta.

J'ai opéré sur :

Un lot de 7 pistils jeunes, de poids $p = 0^{gr},109$.

Un lot de 6 pistils d'âge moyen, de poids $p = 0^{gr},1851$.

Un lot de 5 pistils adultes, de poids $p = 0^{gr},1952$, que j'ai placés à l'obscurité, dans des éprouvettes renfermant de l'air atmosphérique normal, et jaugées à 4 centimètres cubes. La durée de l'expérience a été de deux heures, et la température moyenne était de 16°5 centigrades.

Les résultats des expériences sont les suivants :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 gramme-heure.	CO^2 par heure et par pistil.
Pistils jeunes..........	1,30	0,232	0,0036
Pistils d'âge moyen....	2,37	0,244	0,0075
Pistils adultes.........	3,38	0,329	0,0128

Aloe arborescens.

J'ai expérimenté sur :

Un lot de 9 pistils jeunes, de poids $p = 0^{gr},101$.

Un lot de 7 pistils d'âge moyen, de poids $p = 0^{gr},186$.

Un lot de 5 pistils adultes, de poids $p = 0^{gr},284$, que j'ai placés à l'obscurité, pendant une heure et demie, dans des éprouvettes contenant de l'air atmosphérique normal et jaugées à 4 centimètres cubes. La température moyenne était de 17° centigrades.

Voici les résultats obtenus :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 gramme-heure.	CO^2 par heure et par pistil.
Pistils jeunes	1,03	0,255	0,0029
Pistils d'âge moyen....	1,65	0,225	0,0059
Pistils adultes.........	2,79	0,246	0,0138

Lavatera Olbia.

J'ai prélevé :

Un lot de pistils jeunes, de poids $p = 0^{gr},251$.

Un lot de pistils adultes, de poids $p = 0^{gr},289$, que j'ai placés dans des éprouvettes renfermant de l'air atmosphérique normal, mises à l'obscurité, et jaugées à 10 centimètres cubes. La durée de l'expérience a été de deux heures un quart, et la température moyenne de 20° centigrades.

Les résultats des analyses sont les suivants :

	CO^2 en pour cent.	$CO^2 + O$ en pour cent.	CO^2 gramme-heure.	$\frac{CO^2}{O}$.
Pistils jeunes ...	4,76	20,63	0,821	0,93
Pistils adultes...	5,15	20,67	0,769	0,94

Air atmosphérique .... { O = 20,90 ; Az = 79,10 }

Yucca gloriosa.

J'ai expérimenté sur :

Un lot de 4 pistils jeunes, de poids p = $0^{gr},8603$.

Un lot de 3 pistils d'âge moyen, de poids $p = 1^{gr},177$.

Un lot de 3 pistils adultes, de poids $p = 1^{gr},436$, que j'ai placés à l'obscurité, dans des éprouvettes renfermant de l'air atmosphérique normal, et jaugées à 10 centimètres cubes. La durée de l'expérience a été de deux heures vingt minutes, et la température moyenne de 16° centigrades.

Les analyses ont donné les résultats suivants :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 gramme-heure.	CO^2 par heure et par pistil.
Pistils jeunes..........	5,23	0,238	0,0512
Pistils d'âge moyen....	7,23	0,232	0,0637
Pistils adultes.........	8,69	0,222	0,1063

Cucumis sativus.

J'ai opéré sur :

Un lot de 16 pistils jeunes, de poids $p = 1^{gr},140$.

Un lot de 3 pistils d'âge moyen, de poids $p = 1^{gr},150$.

Un lot de 2 pistils prélevés sur des fleurs épanouies, de poids $p = 1^{gr},450$, que j'ai placés dans des éprouvettes remplies d'air atmosphérique normal, mises à l'obscurité, et jaugées à 18 centimètres cubes. La durée de l'expérience a été de deux heures et demie, et la température moyenne de 22° centigrades.

Voici les résultats des analyses :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 gramme-heure.	CO^2 par heure et par pistil.
Pistils jeunes..........	8,12	0,480	0,0342
Pistils d'âge moyen....	7,40	0,433	0,1825
Pistils adultes.........	6,30	0,287	0,2085

J'ai résumé tous les résultats de ces expériences dans le tableau suivant (Tableau IV).

Tableau IV. — **Variations de la respiration du pistil avec l'âge.**

ESPÈCES EN EXPÉRIENCE.		INTENSITÉ RESPIRATOIRE.			QUOTIENT RESPIRATOIRE.		
		Pistils jeunes.	Pistils d'âge moyen.	Pistils adultes.	Pistils jeunes.	Pistils d'âge moyen.	Pistils adultes.
Acanthus mollis.... *t.* = 21°	gr-h p-h	0,308 0,00179	0,271 0,0226	0,248 0,0283	0,89	0,87	0.90
Melianthus major... *t* = 20°.	gr-h p-h	0,519 0,00418	» »	0,753 0,0138	0,89	»	0,97
Ornithogalum arabicum. *t* = 20°.	gr-h p-h	0,340 0,00873	0,295 0,0191	0,473 0,0657	0,90	0,94	1,00
Agave attenuata ... *t* = 14°.	gr-h p-h	0,336 0,0183	0,126 0,0183	0,109 0,0462	0,92	0,68	0,69
Scilla peruviana.... *t* = 20°.	gr-h p-h	0,308 0,00179	» »	0,667 0,00609	0,85	»	1,04
Cheiranthus Cheiri. *t* = 20°,5.	gr-h p-h	0,872 0,00163	0,880 0,00343	» »	0,85	0,68	»
Narcissus Tazetta .. *t* = 16°,5.	gr-h p-h	0,232 0,0036	0,244 0,0075	0,329 0,0128	»	»	»
Aloe arborescens ... *t* = 17°.	gr-h p-h	0,255 0,0029	0,225 0,0059	0,246 0,0138	»	»	»
Lavatera Olbia..... *t* = 20°.	gr-h	0,821	»	0,769	0,93	»	0,94
Yucca gloriosa..... *t* = 16°.	gr-h p-h	0,238 0,0512	0,232 0,0637	0,222 0,1063	»	»	»
Cucumis sativus.... *t* = 22°.	gr-h p-h	0,480 0,0342	0,433 0,1825	0,287 0,2085	»	»	»

INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS

Intensité respiratoire. — Les recherches sur l'intensité respiratoire du pistil nous fournissent des résultats très différents de ceux des autres pièces florales. En effet, tandis que, chez ces dernières, l'intensité respiratoire, calculée pour un gramme de poids frais respirant pendant une heure, est toujours plus faible chez les organes adultes que chez les organes jeunes, il arrive souvent pour le pistil (*Scilla peruviana*, *Narcissus Tazetta*, *Melianthus major*, *Ornithogalum arabicum*) que la respiration soit plus active chez les organes adultes que chez les organes jeunes. C'est une exception curieuse à une loi très généralement admise, et une différence très nette entre le pistil d'une part, et les autres pièces florales et la feuille d'autre part.

Parmi les plantes expérimentées, c'est le *Scilla peruviana* qui présente le plus fort accroissement de l'intensité respiratoire au cours du développement ; le pistil adulte respire deux fois plus que le pistil jeune. Chez le *Yucca gloriosa* et le *Lavatera olbia* l'activité respiratoire reste sensiblement constante et chez les pistils d'*Acanthus mollis*, *Cucumis sativus*, *Agave attenuata* l'activité respiratoire s'abaisse d'une manière notable au cours du développement ; chez l'*Agave attenuata*, où cette diminution est le plus marquée, le pistil adulte respire trois fois moins fortemeut que le pistil jeune.

Quotient respiratoire. — L'évolution du quotient respiratoire du pistil, au cours du développement, présente aussi des variations analogues à celles que nous venons de signaler pour l'intensité respiratoire. A côté de pistils où ce quotient va en décroissant au cours du développement (*Agave attenuata*, *Cheiranthus Cheiri*) on en trouve d'autres où il reste à peu près constant (*Acanthus mollis*), et plusieurs où il va nettement en croissant (*Scilla peruviana*, *Ornithogalum arabicum*).

CHAPITRE III

VARIATIONS DE LA RESPIRATION DES PIÈCES DU PÉRIANTHE AVEC L'AGE.

Le procédé opératoire est exactement le même que celui décrit précédemment, il est simplement à remarquer que, lorsque les pétales ou les sépales étaient soudés entre eux, j'ai opéré sur les corolles ou les calices entiers.

Voici le détail des expériences :

Acanthus mollis.

J'ai expérimenté sur :

Un lot de 6 corolles jeunes, de poids $p = 0^{gr},159$.

Un lot de 6 corolles d'âge moyen, de poids $p = 0^{gr},525$, et un lot de 4 corolles adultes, de poids $p = 0^{gr}853$, que j'ai placés à l'obscurité, dans des éprouvettes contenant de l'air atmosphérique normal, et jaugées à 4 centimètres cubes pour le premier lot et 10 centimètres cubes pour les deux autres. La durée de l'expérience a été de une heure, et la température moyenne de 26° centigrades.

Voici les résultats des analyses :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 gramme-heure.	CO^2 par heure et par corolle.
Corolles jeunes........	2,30	0,555	0,0147
Corolles d'âge moyen..	2,03	0,366	0,0320
Corolles adultes	3,02	0,323	0,0690

	$CO^2 + O$ en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.
Corolles jeunes,..................	20,34	0,79
Corolles d'âge moyen............	20,48	0,83
Corolles adultes..................	20,65	0,94
Air atmosphérique.........................	$O = 20,80$ $Az = 79,20$	

Antirrhinum majus.

J'ai opéré sur :

Un lot de 5 corolles jeunes, de poids $p = 0^{gr},180$.

Un lot de 5 corolles d'âge moyen, de poids $p = 0^{gr},488$.

Un lot de 3 corolles adultes, de poids $p = 0^{gr},640$, que j'ai placés à l'obscurité, dans des éprouvettes renfermant de l'air

atmosphérique normal, et jaugées à 4 centimètres cubes pour le premier lot et à 10 centimètres cubes pour les autres. La durée de l'expérience a été de trois quarts d'heure, et la température moyenne de 23° centigrades.

Voici les résultats des analyses :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 gramme-heure.	CO^2 par heure et par corolle.
Corolles jeunes........	3,91	0,823	0,0296
Corolles d'âge moyen..	2,70	0,701	0,0684
Corolles adultes	1,75	0,341	0,0728

	$CO^2 + O$ en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.
Corolles jeunes..................	21,11	1,15
Corolles d'âge moyen............	21,06	1,13
Corolles adultes.................	20,80	1,00
Air atmosphérique......................	O = 20,80 Az = 79,20	

Lavatera olbia.

J'ai prélevé sur les fleurs de cette plante :

Un lot de 15 pétales d'âge moyen, de poids $p = 0^{gr},443$.

Un lot de 15 pétales adultes, de poids $p = 0^{gr},745$, que j'ai placés, pendant une heure, à l'obscurité, dans des éprouvettes contenant de l'air atmosphérique normal, et jaugées à 10 centimètres cubes. La température moyenne était de 24° centigrades.

Les analyses ont donné les résultats suivants :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 gramme-heure.	CO^2 par heure et par pétale.
Pétales d'âge moyen...	3,59	0,774	0,0228
Pétales adultes........	5,27	0,654	0,0617

	$CO^2 + O$ en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.
Pétales d'âge moyen.............	20,48	0,90
Pétales adultes..................	20,24	0,84
Air atmosphérique.............	O = 20,75 Az = 79,25	

Celsia cretica.

J'ai expérimenté sur :

Un lot de 5 corolles jeunes, de poids $p = 0^{gr},062$.

Un lot de 2 corolles adultes, de poids $p = 0^{gr},260$, que j'ai placés à l'obscurité, pendant une heure, dans des éprouvettes remplies d'air atmosphérique normal, et jaugées à 4 centimètres cubes. La température moyenne était de 24° centigrades.

Voici les résultats des analyses :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 gramme-heure.	CO^2 par heure et par corolle.
Corolles jeunes.......	2,04	1,27	0,0160
Corolles adultes.......	3,72	0,535	0,0695

	$CO^2 + O$ en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.
Corolles jeunes..................	20,89	1,04
Corolles adultes..................	20,74	0,97
Air atmosphérique.....................	O = 20,82 Az = 79,18	

Yucca gloriosa.

J'ai opéré sur :

Un lot de 16 pétales jeunes, de poids $p = 0^{gr},505$.

Un lot de 11 pétales d'âge moyen, de poids $p = 1^{gr},228$.

Un lot de 5 pétales adultes, de poids $p = 1^{gr},745$, que j'ai placés dans des éprouvettes mises à l'obscurité renfermant de l'air atmosphérique normal, et jaugées à 10 centimètres cubes pour le premier lot et à 15 centimètres cubes pour les lots suivants. La durée de l'expérience a été de une heure et la température de 24° centigrades.

Les analyses ont donné les résultats suivants :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 gramme-heure.	CO^2 par heure et par pétale.
Pétales jeunes.........	3,41	0,671	0,0202
Pétales d'âge moyen...	3,71	0,413	0,0461
Pétales adultes........	5,84	0,443	0,154

	$CO^2 + O$ en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.
Pétales jeunes..................	20,55	0,91
Pétales d'âge moyen.............	20,73	0,97
Pétales adultes..................	21,11	1,07
Air atmosphérique.....................	O = 20,80 Az = 79,20	

Hibiscus Rosa-sinensis.

J'ai expérimenté sur :

Un lot de 20 pétales jeunes, de poids $p = 0^{gr},223$.

Un lot de 10 pétales d'âge moyen, de poids $p = 1^{gr},118$.

Un lot de 5 pétales adultes, de poids $p = 1^{gr},316$, que j'ai placés à l'obscurité, dans des éprouvettes renfermant de l'air atmosphérique normal, et jaugées à 10 centimètres cubes pour le premier lot et à 25 centimètres cubes pour les deux autres.

La durée de l'expérience a été de une heure, et la température moyenne était de 26° centigrades.

Voici les résultats des analyses :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 gramme-heure.	CO^2 par heure et par pétale.
Pétales jeunes.........	3,11	1,303	0,0151
Pétales d'âge moyen...	4,04	0,863	0,0964
Pétales adultes........	2,09	0,376	0,0990

	$CO^2 + O$ en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.
Pétales jeunes	20,96	1,06
Pétales d'âge moyen.............	20,93	1,04
Pétales adultes..................	20,73	0,96
Air atmosphérique.....	O = 20,80 Az = 79,20	

Acanthus mollis.

J'ai expérimenté sur :

Un lot de 3 calices jeunes, de poids $p = 0^{gr},098$.

Un lot de 3 calices d'âge moyen, de poids $p = 0^{gr},472$.

Un lot de 3 calices adultes, de poids $p = 0^{gr},990$, que j'ai placés à l'obscurité, dans des éprouvettes renfermant de l'air atmosphérique normal, et jaugées à 4 centimètres cubes pour le premier lot et à 10 centimètres cubes pour les autres. La durée de l'expérience a été de une heure, et la température moyenne était de 24° centigrades.

Voici les résultats des analyses :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 gramme-heure.	CO^2 par heure et par calice.
Calices jeunes.........	1,59	0,633	0,0206
Calices d'âge moyen...	2,02	0,407	0,0641
Calices adultes........	3,12	0,283	0,0937

	$CO^2 + O$ en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.
Calices jeunes....................	20,88	1,06
Calices d'âge moyen..............	20,86	1,03
Calices adultes...................	20,47	0,88
Air atmosphérique.....................	O = 20,80 Az = 79,20	

Lavatera Olbia.

J'ai prélevé :

Un lot de 15 sépales d'âge moyen, de poids = $0^{gr},084$.

Un lot de 20 sépales adultes, de poids $p = 0^{gr},193$, que j'ai placés à l'obscurité, pendant une heure dans des éprouvettes

contenant de l'air atmosphérique normal, et jaugées à 4 centimètres cubes. La température moyenne était de 24° centigrades.

Les analyses ont donné les résultats suivants :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 gramme-heure.	CO^2 par heure et par sépale.
Sépales d'âge moyen....	2,97	1,38	0,0066
Sépales adultes.........	5,22	1,06	0,0097

	CO^2+O en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.
Sépales d'âge moyen...............	20,49	0,90
Sépales adultes..................	20,01	0,84
Air atmosphérique.....................	O = 20,75 Az = 79,25	

Celsia cretica.

J'ai expérimenté sur :

Un lot de 5 calices d'âge moyen, de poids $p = 0^{gr},089$.

Un lot de 5 calices adultes, de poids $p = 0^{gr},136$ que j'ai placés à l'obscurité, dans des éprouvettes renfermant de l'air atmosphérique normal, et jaugées à 4 centimètres cubes. La durée de l'expérience a été de une heure et la température moyenne de 24° centigrades.

Voici les résultats fournis par les analyses :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 gramme-heure.	CO^2 par heure et par calice.
Calices d'âge moyen ...	2,57	1,13	0,0201
Calices adultes	2,73	0,77	0,0211

	CO^2+O en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.
Calices d'âge moyen.............	20,89	1,03
Calices adultes..................	20,83	1,00
Air atmosphérique.....................	O = 20,82 Az = 79,18	

Hibiscus Rosa-sinensis.

J'ai expérimenté sur :

Un lot de 25 sépales jeunes, de poids $p = 0^{gr},288$.

Un lot de 20 sépales d'âge moyen, de poids $p = 0^{gr},680$.

Un lot de 20 sépales adultes, de poids $p = 1^{gr},123$ que j'ai placés à l'obscurité, pendant une heure, dans des éprouvettes contenant de l'air atmosphérique normal, et jaugées à 10 centimètres cubes pour le premier lot et 15 centimètres cubes pour les deux autres. La température moyenne était de 24° centigrades.

Les analyses ont donné les résultats suivants :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 gramme-heure.	CO^2 par heure et par sépale.
Sépales jeunes......	2,23	0,752	0,00866
Sépales d'âge moyen..	2,10	0,442	0,0150
Sépales adultes.....	2,34	0,289	0,0162

	$CO^2 + O$ en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.
Sépales jeunes..................	20,41	0,81
Sépales d'âge moyen.............	20,61	0,90
Sépales adultes.................	20,69	0,94
Air atmosphérique...............	{ O = 20,80 Az = 79,20	

Pelargonium zonale.

J'ai opéré sur :

Un lot de 40 sépales jeunes, de poids p = 0gr,025.

Un lot de 30 sépales d'âge moyen, de poids p = 0gr,050.

Un lot de 30 sépales adultes, de poids p = 0gr,074 que j'ai placés à l'obscurité, dans des éprouvettes renfermant de l'air atmosphérique normal, et jaugées à 4 centimètres cubes. La durée de l'expérience a été de deux heures vingt minutes, et la température moyenne était de 24° centigrades.

Voici les résultats des analyses :

	CO^2 en pour cent.	CO^2 gramme-heure.	CO^2 par heure et par sépale.
Sépales jeunes.......	1,13	0,770	0,000481
Sépales d'âge moyen.	1,90	0,641	0,00106
Sépales adultes......	3,08	0,703	0,00172

	$CO^2 + O$ en pour cent.	$\frac{CO^2}{O}$.
Sépales jeunes..................	20,80	1,00
Sépales d'âge moyen............	20,87	1,04
Sépales adultes.................	20,97	1,07
Air atmosphérique....................	{ O = 20,80 Az = 79,20	

J'ai groupé les résultats de ces expériences dans le tableau suivant (Tableau V).

TABLEAU V.

Variations de la respiration des pièces du périanthe avec l'âge.

ESPÈCES EN EXPÉRIENCE.		INTENSITÉ RESPIRATOIRE.			QUOTIENT RESPIRATOIRE.		
		Pétales jeunes.	Pétales d'âge moyen.	Pétales adultes.	Pétales jeunes.	Pétales d'âge moyen.	Pétales adultes.
Pétales.							
Acanthus mollis....	*gr-h*	0,555	0,366	0,323	0,79	0,83	0,94
t = 26°.	*p-h*	0,0147	0,0320	0,0690			
Antirrhinum majus.	*gr-h*	0,823	0,701	0,341	1,15	1,13	1,00
t = 23°.	*p-h*	0,0296	0,0684	0,0728			
Lavatera Olbia.....	*gr-h*	»	0,774	0,654	»	0,90	0,84
t = 24°.	*p-h*	»	0,0228	0,0617			
Celsia cretica.......	*gr-h*	1,27	»	0,535	1,04	»	0,97
t = 24°.	*p-h*	0,0160	»	0,0695			
Yucca gloriosa.....	*gr-h*	0,671	0,413	0,443	0,91	0,97	1,07
t = 24°.	*p-h*	0,0202	0,0161	0,154			
Hibiscus Rosa-sinensis. *t* = 26°.	*gr-h*	1,303	0,863	0,376	1,06	1,04	0,96
	p-h	0,0151	0,0964	0,0990			
Sépales.							
		Sépales jeunes.	Sépales d'âge moyen.	Sépales adultes.	Sépales jeunes.	Sépales d'âge moyen.	Sépales adultes.
Acanthus mollis....	*gr-h*	0,633	0,407	0,283	1,06	1,03	0,88
t. = 24°	*s-h*	0,0206	0,0641	0,0937			
Lavatera Olbia.....	*gr-h*	»	1,38	1,06	»	0,90	0,84
t = 24°.	*s-h*	»	0,0066	0,0097			
Celsia cretica.......	*gr-h*	»	1,13	0,775	»	1,03	1,00
t = 24°.	*s-h*	»	0,0201	0,0211			
Hibiscus Rosa-sinensis. = 24°.	*gr-h*	0,752	0,442	0,289	0,81	0,90	0,94
	s-h	0,00866	0,0150	0,0162			
Pelargonium zonale .	*gr-h*	0,770	0,641	0,703	1,00	1,04	1,07
t = 24°.	*s-h*	0,000481	0,00106	0,00172			

INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS

Intensité respiratoire. — L'intensité respiratoire des pièces du périanthe, calculée pour un gramme de poids frais respirant pendant une heure, décroît nettement avec le développement ; la vitesse de décroissance est particulièrement considérable chez les pétales d'*Hibiscus Rosa-sinensis* et elle est au contraire très faible pour les sépales de *Pelargonium zonale.* Entre ces deux types extrêmes on observe tous les intermédiaires.

Pour l'intensité respiratoire rapportée à l'organe entier respirant pendant une heure, le tableau précédent nous permet de constater qu'elle va en croissant avec l'âge de l'organe, ce que nous avions déjà constaté pour le pistil.

Quotient respiratoire. — Comme pour le pistil, nous ne trouvons pas pour le cas du quotient respiratoire une loi bien établie : tantôt il va en décroissant au cours du développement (pétales de *Lavatera Olbia*, d'*Antirrhinum majus*, sépales d'*Acanthus mollis*), et tantôt en croissant (pétales de *Yucca gloriosa*, d'*Acanthus mollis*, sépales d'*Hibiscus Rosa-sinensis*, de *Pelargonium zonale*).

De plus, il est à remarquer qu'une même plante, telle que l'*Hibiscus Rosa-sinensis*, peut avoir des sépales à quotient respiratoire croissant et des pétales à quotient décroissant, ou inversement, comme le fait se produit pour l'*Acanthus mollis*. Quelles sont les raisons de ces variations dans le quotient respiratoire ? Il est bien difficile de les trouver, étant donnée l'incertitude qui existe encore actuellement sur la signification exacte de ce rapport. En tous cas, il est à retenir qu'en ce qui concerne le quotient respiratoire les pièces du périanthe se distinguent nettement de la feuille pour laquelle ce quotient va toujours en décroissant avec l'âge.

V. — RÉSUMÉ GÉNÉRAL ET DISCUSSION DES RÉSULTATS

Nous avons examiné en détail, à la fin des différents chapitres, les conclusions à tirer de chacun d'eux, nous exposons ici un rapide résumé des résultats obtenus et les quelques réflexions qu'ils nous suggèrent.

I. — RESPIRATION DES PIÈCES FLORALES ADULTES.

1° *Intensité respiratoire* (rapportée au gramme-heure). — *a*) L'intensité respiratoire des pièces florales est, en général, supérieure à celle de la feuille. Cette loi, qui semble absolue pour les organes reproducteurs, présente quelques rares exceptions pour les pièces de la corolle.

b) Le pistil respire le plus souvent plus activement que l'étamine, et dans cette dernière, l'anthère présente une intensité respiratoire plus forte que le filet, qui lui-même dégage plus d'anhydride carbonique que la feuille.

c) Les feuilles reproductrices des Cryptogames vasculaires présentent, comme celles des Phanérogames, une respiration plus intense que les feuilles végétatives.

d) Le calice possède une activité respiratoire plus considérable que celle de la corolle et inférieure ou égale à celle des pièces reproductrices.

e) Les différentes pièces florales et la feuille se rangent, dans la plupart des cas, dans l'ordre suivant d'intensité respiratoire décroissante : Pistil, Étamine, Calice, Corolle, Feuille.

2° *Quotient respiratoire.*

a) Le quotient respiratoire des pièces florales est supérieur à celui de la feuille.

b) Le pistil possède presque toujours un quotient respiratoire supérieur à celui de l'étamine.

II. — RESPIRATION DES PIÈCES FLORALES AU COURS DE LEUR DÉVELOPPEMENT.

1° *Intensité respiratoire.*

a) L'intensité respiratoire, rapportée au gramme-heure des pièces florales, décroît avec l'âge, sauf pour le pistil où, au contraire, elle va fréquemment en s'élevant au cours de l'évolution de l'organe.

b) L'intensité respiratoire, rapportée à l'organe-heure, va en croissant sans cesse avec l'âge pour tous les verticilles floraux, sauf pour l'anthère, où elle s'abaisse à partir du milieu du développement ; cette diminution indique le passage du grain de pollen à un état de vie ralentie.

2° *Quotient respiratoire.* — Le quotient respiratoire va soit en croissant, soit en décroissant, avec l'âge, chez les différentes pièces florales; dans chaque espèce, d'ailleurs, chaque verticille peut obéir à une loi différente.

III. — RESPIRATION COMPARÉE DES CELLULES REPRODUCTRICES ET DES CELLULES VÉGÉTATIVES.

a) L'intensité respiratoire rapportée au gramme-heure et le quotient respiratoire des cellules reproductrices des Phanérogames et des Cryptogames vasculaires sont plus élevés que ceux des cellules végétatives de la feuille.

b) L'intensité respiratoire totale des cellules végétatives de la fleur va sans cesse en croissant au cours du développement.

c) L'intensité respiratoire totale des cellules reproductrices (grain de pollen) diminue à partir d'un certain stade, par suite de leur passage à un état de vie ralentie.

Nos expériences confirment celles de De Saussure en ce qui concerne la supériorité de l'intensité respiratoire des organes reproducteurs de la fleur sur celle de la feuille, mais nos recherches ont généralisé cette conclusion en l'étendant aux feuilles reproductrices des Cryptogames vasculaires et l'ont précisée en démontrant que les cellules reproductrices elles-mêmes possèdent une activité respiratoire supérieure à celle des cellules végétatives.

Il n'est pas surprenant d'observer, chez les organes reproducteurs, une intensité respiratoire plus forte que chez les organes végétatifs; en effet, en dehors de toute autre considération sur leur fonction, ces organes possèdent, à poids égal, par rapport à la feuille, beaucoup moins de tissu mort (cuticule, bois, sclérenchyme, etc.), et, par suite, une quantité relativement plus considérable de protoplasma actif. Il est à remarquer, d'ailleurs, que ces mêmes considérations s'appliquent à la corolle et même au calice, et permettent d'expliquer également la supériorité respiratoire de ces organes sur la feuille.

Toutefois, cette raison ne suffirait pas pour expliquer la grande activité respiratoire du pollen. En mettant en évidence que les cellules reproductrices de l'anthère respirent beaucoup plus activement que les cellules végétatives de l'étamine, même dans l'étamine mûre, nos expériences prouvent que le fait d'être une cellule reproductrice comporte une physiologie respiratoire spéciale : l'existence d'une plus grande partie de substance inerte ne peut ici être invoquée au même titre que précédemment, puisque le grain de pollen mûr possède une paroi épaisse qui lui donne, par rapport aux cellules du filet, une proportion de cette substance plus considérable.

Pour expliquer cette supériorité respiratoire des grains de pollen nous rappellerons que les expériences de Spitzer (1) et de Ralph Lillie (2) ont montré, chez les animaux, que le noyau est le centre principal des oxydations, et que la quantité de gaz carbonique dégagée par un organe est d'autant plus grande que les noyaux y sont plus serrés, c'est-à-dire que sa densité nucléaire est plus considérable. Or, les grains de pollen, ainsi que l'ont montré de récents travaux, présentent, même au stade où ils ne possèdent encore qu'un seul noyau, une densité nucléaire plus élevée que celle des cellules végétatives voisines.

Il nous paraît légitime, étant donnée l'étroite analogie des développements, d'étendre cette propriété aux éléments correspondants (spores) des Cryptogames vasculaires étudiées dans nos expériences, et de conclure d'une manière générale que c'est à cette densité nucléaire plus forte qu'est due la supériorité de l'activité respiratoire des cellules reproductrices.

Nos recherches complètent encore celles de De Saussure, si l'on considère la respiration comparée de l'étamine et du pistil. De Saussure, tout en reconnaissant que des recherches nouvelles s'imposaient sur ce point, avait constaté pour les organes mâles une intensité respiratoire supérieure à celle des organes femelles ; or, mes résultats sont le plus souvent inverses, et nous avons trouvé presque toujours une supériorité respiratoire plus marquée chez l'organe femelle. La respiration plus active du pistil

(1) Spitzer, *Pflügers Archiv*, vol. LXVII, 1897.
(2) Ralph S. Lillie, *Amer. Journ. of Physiology*, vol. VII, 1902.

s'explique facilement par ce fait qu'au stade où nous le prélevons, c'est-à-dire avant la fécondation, le pistil est encore un organe jeune dont les cellules peuvent s'accroître ultérieurement dans des proportions considérables, tandis que l'étamine, au moment de l'anthèse est, au contraire, à la fin de son évolution, toutes ses cellules ayant atteint leurs dimensions définitives, et les grains de pollen qu'elle renferme ayant justement leur respiration relativement moins intense, par suite de leur passage à l'état de vie ralentie.

La comparaison de l'évolution respiratoire du pistil et de l'étamine fournit, d'ailleurs, des documents intéressants à ce point de vue. Si l'on compare les résultats des tableaux III et IV, on remarque que l'étamine jeune possède une intensité respiratoire supérieure à celle du pistil jeune, mais tandis que, pour l'étamine, l'intensité respiratoire décroît avec l'âge d'une manière très sensible, chez la plupart des pistils elle reste constante ou même s'accroît avec le développement. Il en résulte que dans la fleur épanouie le pistil arrive à posséder presque toujours une intensité respiratoire supérieure à celle de l'étamine.

Nous avons trouvé, d'autre part, que le calice dans la fleur épanouie, possède une supériorité respiratoire très marquée sur la corolle. Pour expliquer cette différence qui existe entre ces deux organes, il convient de remarquer que, tandis que la corolle de la fleur épanouie a atteint ses dimensions définitives, il n'en est pas toujours de même pour le calice, qui continue chez beaucoup d'espèces à s'accroître plus ou moins après l'épanouissement. Toutefois, cette raison ne nous paraît pas suffisante pour expliquer les différences souvent considérables qui existent entre les intensités respiratoires de ces deux organes, entre autres pour le *Verbascum Thapsus* et le *Celsia cretica*, où le calice a sensiblement ses dimensions définitives dans la fleur épanouie. Cette supériorité nous semble pouvoir être attribuée, en particulier, à l'abondance des chloroleucites du calice, source, pour la cellule, de substances sucrées dont on connaît l'importance considérable dans la respiration. Il nous paraît même probable, étant données la petite quantité de poids mort contenu dans la corolle et la faible supériorité de sa respiration

sur celle de la feuille, que si l'on pouvait comparer (faisant abstraction du tissu mort) une cellule de la corolle à une cellule de la feuille, la première posséderait la plus faible intensité respiratoire. La corolle nous apparaîtrait ainsi plutôt comme un organe à respiration inférieure vis-à-vis des autres organes floraux et de la feuille, et sur ce point nos résultats sont en contradiction avec l'hypothèse des auteurs qui attribuent la coloration de la corolle aux fortes oxydations dont elle serait le siège.

L'étude des variations de l'intensité respiratoire, au cours du développement des organes, nous a permis de mettre aussi en lumière quelques faits intéressants. L'un des plus curieux nous est offert par le pistil, chez qui nous avons observé que, contrairement à ce qui se présente dans les autres organes, l'intensité respiratoire allait fréquemment en croissant ou demeurait constante au cours de l'évolution de l'organe. Cette particularité est vraisemblablement en rapport avec la complexité de constitution du pistil ; celui-ci comprend en effet, d'une part, une partie végétative composée de la paroi, des cloisons, des placentas, et, d'autre part, une partie reproductrice, les ovules ; on peut admettre, par analogie avec l'étamine, que ces derniers ont une respiration plus active que la partie végétative ; les anomalies que l'on constate pourraient ainsi être attribuées aux variations que subit au cours du développement la différence entre les volumes respectifs des parties végétatives et reproductrices. Mais c'est là une hypothèse qui, bien que vraisemblable, demanderait une confirmation expérimentale, assez délicate d'ailleurs à réaliser à cause de la nécessité d'étudier la respiration d'organes de dimensions aussi réduites que les ovules.

L'étude de la respiration, rapportée à l'organe, nous a permis d'atteindre la cellule même et de montrer que, tandis que le gaz carbonique dégagé par une cellule végétative allait sans cesse en croissant avec le développement, la quantité de gaz carbonique dégagée par le grain de pollen croissait jusqu'à un certain stade pour décroître ensuite. Comment expliquer physiologiquement cette diminution qui correspond, pour le pollen, au passage à l'état de vie ralentie? Deux causes peuvent y con-

tribuer : 1° la déshydratation de l'anthère qui se produit à la fin du développement et qui peut affecter plus ou moins les grains de pollen ; 2° l'épaississement de la membrane cellulaire qui se produit au cours de l'évolution du pollen. La période d'accroissement de l'intensité respiratoire correspond sans doute à la période de croissance du grain de pollen et la période de diminution à celle où, parvenu à son volume maximum, il continue à épaissir sa membrane et se déshydrate plus ou moins. On sait, en effet, toute l'importance que présente pour les échanges gazeux l'épaisseur des membranes cellulaires et la teneur en eau de la cellule.

Nous avons encore à remarquer que, malgré la diminution de l'activité respiratoire que provoque dans les grains de pollen le passage à l'état de vie ralentie, la supériorité de l'intensité respiratoire des cellules reproductrices est vraiment considérable. Cette particularité distingue les grains de pollen des organes végétatifs, tels que les tubercules et les graines, qui passent aussi, à un moment de leur évolution, à l'état de vie ralentie et qui, pendant cette période, ont une respiration presque nulle.

Il est donc très probable que si les grains de pollen perdent plus rapidement leur pouvoir germinatif que les graines et les tubercules, c'est que, en raison de cette forte énergie respiratoire, ils oxydent beaucoup plus rapidement leurs réserves, et il serait intéressant, dans cet ordre d'idées, de rechercher s'il n'existe pas quelque relation entre la durée du pouvoir germinatif du grain de pollen, la quantité de ses réserves et son intensité respiratoire.

Dans ce qui précède, nous avons discuté seulement les résultats relatifs à l'intensité respiratoire. Examinons maintenant ce qui se rapporte au quotient respiratoire. Nous avons constaté une valeur plus élevée de ce quotient chez les pièces florales comparées à la feuille ; cette valeur plus grande de $\frac{CO^2}{O}$ indique que les organes floraux fixent peu d'oxygène dans leurs tissus, et conduit à supposer qu'ils forment une faible quantité de produits intermédiaires et en particulier d'acides organiques. Cette hypothèse est confirmée par les résultats obtenus par

M. Astruc (1), dans ses recherches sur l'acidité végétale. Cet auteur n'a pas étudié comparativement l'acidité de la feuille et des différentes parties de la fleur, mais si l'on examine les tableaux de ses expériences, on est frappé du peu d'élévation que présentent, en général, les chiffres qui évaluent l'acidité de la fleur épanouie, ou de ses parties, à côté de ceux qui représentent cette acidité dans la feuille adulte.

Nous pouvons donc conclure que les oxydations sont beaucoup plus complètes dans les différentes pièces florales que dans la feuille. Il nous paraît même naturel de supposer, étant donnée leur acidité faible (nulle même dans quelques cas), que chez certaines d'entre elles, la combustion des acides puisse, dans certaines circonstances de température ou de développement, l'emporter sur leur formation, en déterminant dans l'organe une diminution de la proportion des acides. C'est ainsi que pourrait s'expliquer la valeur, parfois plus élevée que 1, du quotient respiratoire que nous avons observé au cours de nos expériences. Mais c'est seulement une hypothèse qui, bien que vraisemblable, demanderait une confirmation expérimentale.

Dans l'interprétation précédente, nous avons admis que tout le gaz carbonique de la respiration à l'air libre provenait des oxydations; nous devons faire remarquer à ce sujet que, d'après des travaux récents, une partie de ce gaz carbonique proviendrait de dédoublements dus à l'action de diastases, en dehors de toute intervention de l'oxygène. Dans cette hypothèse, l'étude de l'intensité respiratoire intramoléculaire permet de se rendre compte de la fraction de gaz carbonique qui provient de ces dédoublements et, par suite, de celle qui résulte uniquement des oxydations. Je n'ai pas étudié la respiration intramoléculaire dans ce travail, consacré exclusivement à la respiration normale, mais dans des recherches antérieures (2), j'ai comparé l'intensité respiratoire intramoléculaire de l'étamine et du pistil à celle de la feuille, et montré que cette intensité s'accroît généralement dans une moindre proportion que celle de la respiration normale, quand on passe de la feuille à l'étamine et au pistil.

(1) Astruc, thèse de Paris, 1903.

(2) G. Maige, Recherches sur la respiration de l'étamine et du pistil. *Rev. gén. de Bot.*, 1908.

On peut en conclure que les dédoublements intramoléculaires jouent, dans la respiration à l'air libre, un rôle moins actif chez l'étamine et le pistil que chez la feuille et, par suite, qu'une partie relativement plus grande de gaz carbonique provient des oxydations. Nous arrivons donc ainsi, pour les étamines et le pistil, à la même conclusion que précédemment.

ÉTUDE ANATOMIQUE
DE DEUX BOIS ÉOCÈNES

Par P.-H. FRITEL et René VIGUIER

Le but du présent travail est de faire connaître la structure de bois fossiles provenant des lignites sparnaciens du bassin de Paris.

L'intérêt de cette étude nous a semblé d'autant plus grand que les données manquent à peu près complètement sur la morphologie interne des plantes du début de l'ère tertiaire recueillies dans le bassin de Paris. Il s'est trouvé que, malgré les transformations subies par la fossilisation, ces bois avaient conservé leur structure sans subir de déformations et qu'après ébullition dans l'eau additionnée d'un peu de potasse et macération dans la glycérine nous avons pu en obtenir des coupes très satisfaisantes.

I

Le premier de ces bois est une branche ayant environ un centimètre de diamètre et une dizaine de centimètres de long. Cet échantillon a été recueilli par l'un de nous à Arcueil (Seine) dans les sables séparant l'argile plastique proprement dite des fausses glaises (niveau des sables d'Auteuil), appartenant à l'étage sparnacien.

Coupe transversale.

En coupe transversale, ce bois se montre formé par une masse de vaisseaux-fibres ou trachéides tous semblables ; en un mot il est homoxylé. Comme dans les arbres de nos pays, on y

observe des zones concentriques correspondant à une distinction en « bois de printemps » et en « bois d'automne » ; on y remarque, de place en place, des rayons unisériés ainsi que des canaux sécréteurs.

1° **Trachéides**. — Les trachéides sont alignées en séries radiales très régulières ; leur section transversale est quadratique, à angles généralement arrondis ; très rarement, leur section est triangulaire. La lumière de ces trachéides varie de 8 à 20 μ, elle est généralement de 10 à 12 μ, toujours d'au moins 10 μ dans le sens tangentiel. La membrane, malgré les transformations qu'elle a subies par la fossilisation, est généralement épaisse de 3 μ et présente encore par endroits des ponctuations que nous observerons dans toute leur netteté sur des coupes longitudinales. Parfois, la membrane s'est séparée en deux couches, la couche interne s'étant détachée et rétractée dans l'intérieur de la cavité.

Nous avons dit plus haut qu'on pouvait distinguer des zones concentriques correspondant au « bois de printemps » et au « bois d'automne ». Les derniers vaisseaux ont, en section, une longueur d'environ 8 μ dans le sens radial, tandis que les premiers vaisseaux du bois de printemps ont une longueur qui peut atteindre 15 et même 20 μ. Les cercles concentriques formés par ce bois ont un contour onduleux.

2° **Rayons**. — Les rayons sont toujours unisériés ; chacun d'eux est formé par une file de cellules étroites, allongées radialement, présentant des parois épaisses. La membrane, comme celle des trachéides, est souvent séparée en deux couches, ce qui semble montrer que la plante avait subi un commencement de putréfaction avant sa fossilisation. La dimension des cellules varie de 10 à 15 μ en longueur et de 5 à 7 μ en largeur. Ces rayons sont nombreux : on en compte de huit à dix par millimètre.

3° **Canaux sécréteurs**. — Les canaux sécréteurs se présentent comme des sortes de trous circulaires dont le diamètre est de 25 à 30 μ en général · leur contour est presque toujours déchiqueté, montrant pourtant parfois des lambeaux de cellules. Ce fait tendrait à faire supposer que les cellules de l'épithèle, ayant été plus facilement détruites que celles des autres tissus,

n'étaient pas lignifiées. Nous avons pourtant vu autour de certains canaux une assise de petites cellules régulièrement disposées, à parois épaisses.

Au voisinage de certains canaux sécréteurs se trouvent des cellules de parenchyme ligneux ; ces cellules sont arrondies, à parois minces.

La moelle, peu développée, a été conservée au centre de la tige ; les cellules sont rondes ou ovales, présentant entre elles des méats extrêmement nets ; la membrane offre par places de petites ponctuations encore conservées ; à l'intérieur des cellules on observe de nombreux petits globules sphériques.

Enfin, nous avons remarqué la présence d'un champignon à mycélium rameux, assez épais, très net, vraisemblablement cloisonné, traversant les cellules de la moelle.

Sans attacher à la présence de ce mycélium stérile plus d'importance qu'il ne convient, nous lui donnerons le nom de *Nyctomyces Pini*.

Coupe longitudinale.

Les trachéides sont fermées à chaque extrémité.

On observe sur les parois radiales, disposées régulièrement sur une seule rangée, des ponctuations aréolées. Ces ponctuations, ovales ou circulaires, ont la structure habituelle ; leur diamètre total peut atteindre près de 20μ, le petit épaississement central ayant environ 3-4 μ. Ces ponctuations sont tantôt presque contiguës, tantôt séparées par un espace à peu près aussi grand que la ponctuation elle-même.

Il est intéressant de noter, sur certaines préparations, l'ornementation spiralée très nette de la paroi des trachéides.

L'examen que nous avons fait des coupes longitudinales a dû être très long, car en de nombreux endroits la paroi des cellules avait été altérée.

Les rayons sont formés par trois à six étages de cellules ; celles-ci ont de 12 à 15 μ de hauteur et 5-7 μ de largeur. Il est très difficile d'observer avec netteté les ponctuations des cellules des rayons. Pourtant, nous croyons avoir remarqué dans certaines préparations que quelques cellules des assises extrêmes

d'un rayon présentaient des ponctuations aréolées ; ces dernières sont beaucoup plus petites que celles des trachéides.

Dans d'autres cellules des étages moyens d'un rayon nous avons vu des pores ronds ou elliptiques; mais, le plus souvent, ces pores sont irréguliers, comme déchirés et ont été certainement altérés.

Nulle part nous n'avons vu de saillies internes de la membrane dans la cavité des cellules des assises externes des rayons.

Position dans la classification.

La structure de ce bois montre qu'il appartient, sans aucun doute, à une Conifère. Les travaux nombreux qui ont été publiés sur ce groupe nous permettront de déterminer d'une manière précise la place de la plante dans la classification.

On sait, par exemple, que la présence normale de canaux sécréteurs dans le bois secondaire, que l'alignement en une seule série des ponctuations aréolées sont des caractères qui se rencontrent dans le groupe des Picéées.

A cette tribu des Picéées appartiennent les genres *Pinus*, *Picea*, *Larix* et *Pseudotsuga*.

Dans les *Pinus*, les cellules de l'épithèle bordant les canaux sécréteurs ont des parois minces ; les trachéides sont dépourvues d'épaississements spiralés; dans un grand nombre d'espèces, on peut constater que les étages de cellules supérieur et inférieur de chaque rayon ont des ponctuations aréolées, ce qui a fait donner à ces cellules le nom de *trachéides transverses*. De plus, la paroi de ces trachéides transverses est très souvent inégalement épaissie dans sa couche interne, de sorte que la membrane est comme déchiquetée, présentant des sortes de denticulations ou de crêtes faisant saillie dans la cavité cellulaire.

Si nous ne pouvons être affirmatif pour ce qui est de la disposition et de la nature des cellules bordantes des canaux sécréteurs, nous avons nettement constaté l'ornementation spiralée des trachéides qui ne s'observe pas dans les *Pinus*. Nous n'avons observé ni crêtes, ni denticulations dans la couche interne de la membrane des cellules des étages supérieur et inférieur de chaque rayon qui présentent toutefois des ponc-

tuations aréolées. Ce caractère négatif ne saurait, du reste, avoir de valeur, puisque nous avons vu que les membranes étaient fréquemment altérées par suite du commencement de putréfaction qu'avait dû subir ce bois avant d'être amené dans des conditions favorables à sa fossilisation. Mais nous avons un caractère positif, celui de l'ornementation spiralée qui, lui, se rencontre dans les trois autres genres de la tribu.

Nous devons en tout cas considérer notre bois comme appartenant à une Picéée et probablement à un des trois genres *Picea*, *Larix*, *Pseudotsuga*. Nous sommes heureux de le dédier à M. W. Gothan dont les récents travaux ont jeté la clarté sur la question compliquée de la structure des bois de Conifères; nous appellerons notre espèce *Piceoxylon Gothani*.

On connaît un certain nombre de Conifères de l'étage sparnacien, ou de l'éocène en général; nous indiquerons brièvement les genres auxquels elles se rattachent.

Le genre *Sequoia* est représenté par plusieurs espèces. Si le nombre de ces espèces est discutable, leur attribution au genre *Sequoia* semble à peu près certaine. Ce sont : le *Sequoia Tournalii* qui est, d'après Schenk, identifiable au *Sequoia Langsdorffi* Heer, espèce très commune qu'on trouve depuis la craie supérieure jusque dans le miocène supérieur; le *Sequoia Sternbergi* Heer, bien étudié par Marion qui en a fait le type du genre *Doliostrobus* et auquel on doit rattacher peut-être le *Sequoia Couttsiæ*. Le *S. Sternbergi* s'étendrait depuis le thanétien jusqu'au sannoisien.

Toutes ces espèces ne sont connues que par des empreintes. Schenk a identifié avec le *Sequoia Couttsiæ* des bois provenant des lignites des environs de Leipsig.

Les bois de *Sequoia* diffèrent complètement des bois de *Piceoxylon* et aucune confusion n'est possible entre eux.

Le genre *Cupressites* est représenté par des rameaux de l'argile plastique grise de Tavers (Seine-et-Marne) attribués par l'un de nous (1) au *Cupressites gracilis* Gœpp. D'autre part

(1) Fritel P.-H., Étude sur les végétaux fossiles de l'étage sparnacien du bassin de Paris. (*Mém. Soc. géol. France*; *Paléont.*, XVI, fasc. 4, 1910.)

Barber (1) a donné une description minutieuse, accompagnée de belles photographies, d'un bois nouveau, le *Cupressinoxylon vectense* provenant du « lower greensand » de Shanklin (île de Wight). Ce type de bois diffère de celui que nous venons de décrire notamment par l'absence de canaux sécréteurs et d'épaississement spiralé dans les trachéides ; il se rapproche, en revanche du type des *Sequoia*.

Pampaloni (2) a également retrouvé dans l'éocène supérieur un bois qu'il a identifié avec le *Cupressinoxylon* de Gœppert.

Le genre *Glyptostrobus* est représenté par un certain nombre d'empreintes recueillies à Cessoy ; l'espèce serait très voisine du *Glyptostrobus europæus*. On connaît un bois fossile décrit par Kraus sous le nom de *Glyptostrobus tener* qui est identique au *Glyptostrobus europæus*. Ce bois est encore bien distinct de notre type ; les canaux sécréteurs manquent, le parenchyme ligneux est bien représenté, et les cellules des rayons y ont des ponctuations particulières.

Des restes de *Taxodium distichum* ont été signalés par B. Renault et Bureau dans les dépôts de lignite de Dixmont (Yonne), mais l'attribution de ces lignites à l'étage sparnacien est très incertaine (3). L'un de nous a considéré comme appartenant vraisemblablement à cette espèce des bois flottés et perforés par des tarets trouvés dans les sables quartzeux de l'argile plastique, à Arcueil (Seine) (4).

Le bois que nous décrivons sous le nom de *Piceoxylon Gothani*, n'appartient, en tout cas, à aucun des genres précédemment cités.

Bommer (5) a annoncé la présence d'un *Pityoxylon*, c'est-à-dire d'une Picéée, dans le Bruxellien d'Ottignies dans une communication faite à la Société belge de Géologie ; mais cet auteur

(1) Barber, *Cupressinoxylon vectense*; a fossil Conifer from the lower greensand of Shanklin in the isle of Wight. (*Ann. of Botany*, XII, p. 329-361, Pl. XXIII, XXIV, 1898.)

(2) Pampaloni, Sopra alcuni tronchi silizzicati dell' eocene superiore dell'impruneta (Provincia di Firenze). (*Boll. della Società geol. ital.*, XXI, fasc. 1, p. 25, 1902.)

(3) Thomas, *Bull. serv. carte géologique France*, n° 98, t. XV, 1903.

(4) Fritel P.-H., *Bull. Muséum Hist. nat. Paris*, p. 69, 1906.

(5) Bommer, Les bois fossiles du Bruxellien d'Ottignies. *Bull. Soc. belge de Géologie*, XVI, p. 6, 1902.

n'a donné aucune description de l'espèce et s'est borné à dire que la coupe transversale qu'il a pu seule examiner « est insuffisante pour décider à quel genre il convient de rapporter ce bois ». Nous n'avons donc pas à tenir compte de cette note qui n'a reçu, à notre connaissance, aucun développement ultérieur; nous ne pouvons savoir, en effet, si notre échantillon est identique à celui de M. Bommer.

Nous avons communiqué à M. Paul Combes fils un fragment de notre fossile, lors de la publication de la description très incomplète et très incertaine qu'il a donnée d'un bois de Dicotylédone nommé par lui *Aulacoxylon sparnacense*; nous renvoyons à la photographie assez imparfaite d'une coupe transversale du *Piceoxylon Gothani* donnée dans la planche accompagnant cette note (1).

Il n'y a pas lieu de s'étonner de la présence d'une Conifère de la tribu des Picéées à l'époque sparnacienne ; on sait que le genre *Pinus* serait représenté dans le rhétien de Scanie ; MM. Fliche et Zeiller ont retrouvé le genre *Pinus* (*P. Sauvagei*) dans le portlandien de Boulogne-sur-Mer (2); on retrouve des bois de Picéées dans le jurassique de l'Amérique du Nord (*Pinoxylon dacotense* Ward), dans l'oolithe de l'île d'Egg (*Pityoxylon eggense*), dans le crétacé moyen des environs de New-York où deux espèces (*Pityoxylon statenense* et *P. scituatense*) ont été récemment décrites par MM. Jeffrey et Chrysler (3), etc. ; le genre *Picea* est connu dans le Gault anglais (*Picea gracilis* Carruth.) et dans la craie de Belgique (*Picea Omalii* Coem., et *P. Briardi* Coem.), etc. Le genre *Pseudotsuga* serait également représenté à l'état fossile puisqu'il faut peut-être lui attribuer le cône de l'oligocène d'Armissan décrit par de Saporta sous le nom d'*Entomolepis cinarocephala*.

(1) Paul Combes fils, Sur un bois fossile nouveau appartenant à l'étage sparnacien (*Aulacoxylon sparnacense*). *Bull. Soc. géol. France*, VII, p. 28, 29, Pl. I, 1907.

(2) Fliche et R. Zeiller, Note sur une florule portlandienne des environs de Boulogne-sur-Mer. (*Bull. Soc. Geol. France*, 4e sér., t. IV, p. 787-811, pl. XIX, 1905.)

(3) Jeffrey, E. C. and Chrysler, M. A., On cretaceous Pitioxyla. (*Botanical Gazette*, XLII, juillet 1906, p. 1-14, Pl. I et II.)

II

Le second bois, que nous allons décrire maintenant, est certainement un bois de Dicotylédone. C'est un fragment de tronc, d'environ 15 centimètres de largeur, et ayant plusieurs décimètres de longueur, qui provient du gisement sparnacien de Clairizet (Marne) : l'étude en sera plus fructueuse que celle du bois précédent car la conservation en est absolument parfaite.

Coupe transversale.

Une coupe transversale permet de distinguer, sans hésitation, des vaisseaux de deux sortes situés au milieu de fibres à parois épaisses, et de deux catégories de rayons, les uns épais, les autres unisériés. Nous examinerons successivement chacun des éléments de ce bois.

1° **Vaisseaux.** — Les *grands vaisseaux,* parfaitement circulaires, ont environ 300 μ de diamètre. Leur lumière est obstruée par des thylles qu'on peut observer avec une remarquable netteté. Ces grands vaisseaux sont tantôt isolés, tantôt groupés par deux tangentiellement ou radialement ; ils semblent assez régulièrement disposés suivant des cercles concentriques et correspondent à des vaisseaux de bois de printemps. Ils n'ont pas toujours le diamètre considérable que nous avons indiqué et peuvent parfois n'avoir que 250 et même 200 μ de diamètre. La paroi, que nous étudierons mieux en coupe longitudinale, présente des ponctuations visibles.

On observe, en outre, entre les deux cercles formés par les vaisseaux de bois de printemps correspondant à deux années consécutives, un certain nombre de vaisseaux beaucoup plus petits.

Les *petits vaisseaux* ont un diamètre qui varie de 20 à 50 μ. On peut remarquer dans leurs parois la présence de ponctuations semblables à celles des grands vaisseaux. Ils sont rarement isolés et assez souvent groupés en séries plus ou moins radiales ou en bandes plus ou moins obliques.

2° **Fibres.** — Les fibres proprement dites, admirablement conservées, peuvent être étudiées avec la même facilité que s'il

s'agissait de plantes actuellement vivantes ; elles ont une section polygonale à angles arrondis, plus ou moins circulaire ou ovale ; leur diamètre varie en général de 15 à 20 μ. La paroi très épaisse est à peu près dépourvue de ponctuations, présentant rarement de petits canalicules très grêles reliant la cavité de la fibre à la périphérie où ils sont légèrement dilatés ; ces petits canalicules ne sont guère visibles qu'avec un objectif à immersion ; au microscope, l'aspect de cette membrane est nacré. La lamelle moyenne est très visible, délimitant nettement le contour de chaque fibre. La lumière de ces fibres est très réduite, punctiforme, ou plus ou moins allongée, d'une largeur de 3 μ environ.

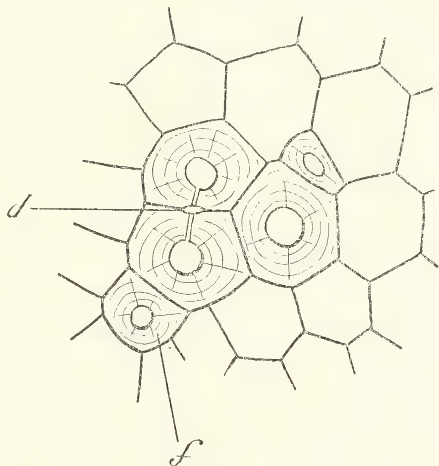


Fig. 1. — *Quercinium eocenicum* ; portion d'une coupe transversale montrant les fibres *f* avec une ponctuation *d* et autour le parenchyme ligneux.

On constate aussi la présence d'autres fibres (*trachéides*) qu'on peut observer de place en place, en particulier au voisinage des vaisseaux. Ces trachéides ont une cavité beaucoup plus large (environ 10 μ), et des parois moins épaisses qui présentent des ponctuations analogues à celles des vaisseaux ; elles ont un aspect plus sombre et ne sont pas nacrées comme les autres fibres.

3° **Parenchyme ligneux.** — Le parenchyme ligneux est formé de cellules tantôt isolées, tantôt groupées, formant des îlots au milieu des fibres ou situées au voisinage des vaisseaux qu'elles entourent parfois. Ces cellules sont en général polygonales et ont des parois très minces ; elles sont à peu près aussi longues que larges.

4° **Rayons.** — Les rayons, comme nous l'avons dit précédemment, sont de deux sortes : les uns sont très épais, les autres sont unisériés et il n'y a pas d'intermédiaires entre ces deux catégories de rayons.

Les *grands rayons* ont sur la coupe transversale une longueur assez considérable, et vont en s'amincissant, en s'effilant à chaque extrémité. Dans leur grande largeur ils sont formés de 30 à 40 séries de cellules : ces cellules sont très allongées radialement, mesurant en moyenne 50 à 55 μ de longueur et 10 μ de largeur ; elles sont disposées parallèlement entre elles, mais les cloisons séparant deux cellules placés bout à bout sont parfois très obliques ; leurs parois sont épaisses.

La distance séparant deux grands rayons consécutifs est d'environ un millimètre.

Les *petits rayons* sont extrêmement nombreux, séparés les uns des autres par un espace qui peut n'être que de 20 à 60 μ, c'est-à-dire par deux à cinq rangées de fibres ou de cellules de parenchyme ligneux. Ces rayons sont formés de cellules étroites et très allongées dans le sens radial, ayant environ 50 à 60 μ de longueur et 8-10 μ de largeur ; la paroi de ces cellules est assez épaisse et devait être vraisemblablement lignifiée.

On peut constater que le diamètre d'un grand vaisseau est de beaucoup supérieur à l'intervalle séparant deux petits rayons ; ces derniers, qui sont parfois légèrement flexueux, sont déviés de leur parcours au voisinage des grands vaisseaux dont ils épousent le contour pour se rapprocher ensuite.

Coupe longitudinale radiale.

1° **Vaisseaux.** — Les grands vaisseaux de bois de printemps se montrent, dans toute leur longueur, bourrés de thylles qui forment dans leur cavité un véritable parenchyme tirant son origine des cellules du parenchyme ligneux voisin ayant proliféré dans la lumière des vaisseaux à travers les ponctuations La conservation de ces thylles est admirable et on peut les étudier avec la même facilité que dans les exemples les plus classiques.

L'ornementation de la paroi est également fort bien conservée : on observe de très nombreuses ponctuations très allongées dans le sens transversal et entourées d'une aréole nette. La fente transversale a environ 3-5 μ de longueur ; l'aréole est ovale, allongée dans le sens de la fente.

Les petits vaisseaux, dans lesquels on peut remarquer la présence de cloisons transversales, sont dépourvus de thylles ; ils présentent des ponctuations du même type que celles des grands vaisseaux, mais dont la fente est généralement étirée obliquement.

2° **Fibres**. — Les fibres ont une structure normale. Les fibres proprement dites ont une paroi très épaisse dépourvue de ponctuations ou montrant de rares ponctuations simples ; elles se terminent en biseau aux extrémités et ont une cavité très réduite. Les autres fibres (trachéides) ont une paroi plus mince présentant des ponctuations aréolées nombreuses, semblables à celles des vaisseaux. La longueur de ces fibres semble être d'environ 200 μ.

3° **Parenchyme ligneux**. — Les cellules du parenchyme ligneux s'offrent sous l'aspect de files longitudinales ; ces files peuvent, par place, être rapprochées, étant séparées par une seule rangée d'éléments fibreux.

Ces cellules sont rectangulaires ; bien que relativement courtes, elles sont toujours allongées dans le sens de l'axe de la tige et mesurent environ 55 à 60 μ de longueur et 20-25 μ de largeur.

4° **Rayons**. — Les *grands rayons* sont formés par un grand nombre d'étages de cellules; on voit que, dans un étage, les cellules sont disposées bout à bout et séparées par des cloisons obliques. Les parois sont épaisses d'environ 10 μ et sont perforées par de nombreux canalicules ; la paroi s'infléchit, s'amincit, avant d'arriver au niveau de chaque canalicule, de sorte que, sur la coupe, la cloison a un aspect légèrement moniliforme.

Les *petits rayons* ont des cellules semblables à celles des grands rayons, à parois peut-être plus minces. A l'intérieur des cellules des rayons, on voit un ou plusieurs globules noirs, qui s'y sont déposés au cours de la fossilisation. A considérer ces globules on croirait voir, surtout quand ils sont isolés à l'intérieur d'une cellule, un noyau. Ces matières minérales se sont-elles substituées à la matière vivante ? Toujours est-il qu'on n'en observe pas ou fort peu dans les vaisseaux ou dans les fibres.

Nous avons constaté, sur la coupe transversale, que ces petits rayons étaient légèrement flexueux et qu'ils semblaient être

déviés de leur parcours au contact des grands vaisseaux qu'ils contournaient. On peut de même constater, par place, sur une de ces coupes longitudinales que ces rayons peuvent ne pas se présenter radialement avec tous leurs étages de cellules mais de dos comme sur une coupe tangentielle.

Coupe longitudinale tangentielle.

Nous n'avons pas à parler ici de l'examen des vaisseaux et des fibres qui ne nous apprendrait rien de plus que l'examen d'une coupe longitudinale radiale.

Parenchyme ligneux. — Le parenchyme ligneux se présente, nous l'avons vu, sous forme de files longitudinales de cellules, mais alors que, dans la coupe radiale, le parenchyme se manifestait surtout sous forme de files isolées, nous voyons, sur la coupe tangentielle, qu'il se présente sous forme de plages plus ou moins étendues.

Rayons. — Les *grands rayons*, sur la coupe tangentielle, ont l'aspect de grosses masses lenticulaires incluses au milieu des fibres ; ils comptent plus de trois cents étages de cellules dans leur plus grande hauteur, et environ quarante séries de cellules dans leur plus grande largeur ; ils sont peu à peu rétrécis vers leur extrémité supérieure et inférieure. Les cellules de ces rayons, vues tangentiellement, sont isodiamétriques, polygonales à angles plus ou moins arrondis, avec une lumière de 8 à 15 μ. La paroi commune à deux cellules a une épaisseur d'environ 5 μ. La lamelle moyenne de ces cellules est parfaitement nette, de même que la striation concentrique, et les perforations faisant communiquer les cellules entre elles sont encore très bien conservées.

Les cellules situées vers le centre de ce rayon semblent être différentes des autres ; il semble que leur paroi devait être plus mince et leur lumière plus grande.

Les fibres situées au voisinage d'un grand rayon s'incurvent, semblent changer de direction et épousent les contours du rayon.

Les *petits rayons* unisériés sont formés de cinq à douze étages

de cellules légèrement allongées dans le sens de l'axe de la tige, ayant environ 12-15 μ de longueur et 10-12 μ de largeur. Ces rayons, étant flexueux, comme nous l'avons dit, et s'incurvant en contournant les grands vaisseaux, se montrent parfois dans le sens de leur longueur comme sur une coupe longitudinale radiale.

Position dans la classification.

Tous les caractères que nous avons observés dans ce bois fossile se retrouvent dans les bois des Cupulifères, en particulier dans la famille des Castanéacées. Nous n'avons pas ici à donner la bibliographie de cette question : on pourra comparer les figures que nous donnons dans ce travail avec celles publiées par Kny (1); on pourra également se reporter au travail de Houlbert (2).

Le bois des Chênes est, en effet, caractérisé par la présence de deux catégories de rayons, les uns grands et épais, les autres petits, nombreux, unisériés ; les grands vaisseaux, les petits vaisseaux, disposés comme dans notre espèce, présentent les mêmes ponctuations; le parenchyme ligneux offre la même disposition.

Nous nous trouvons donc en présence d'une espèce identique par sa structure aux Chênes actuels, et cela dans tous les détails, et nous lui donnons le nom de *Quercinium eocenicum*.

On a décrit, sous le nom de *Quercinium*, un certain nombre de bois fossiles ; aucun d'eux n'appartient à l'éocène, presque tous sont du pliocène et quelques-uns du miocène. Unger, dans son « *Chloris protogæa* », décrit trois espèces : *Quercinium austriacum* (3) [*Klödenia* Goepp.], *Quercinium transylva-*

(1) Kny, Botanische Wandtafeln (t. LXXIV-LXXVI) mit erläuternden Text (p. 303-304), 1886.

(2) Houlbert C., Recherches sur le bois secondaire des Apétales. *Ann. Sciences nat.*, *Bot.*, sér. VII, t. 17, 1893.

(3) Unger, Chloris protogæa. Beitrage zur Flora der Vorwelt, Leipsig, 1847, p. LXXIX et 107, pl. 29, fig. 4-6.

nicum (1), *Quercinium sabulosum* (2) [*Klödenia quercoides* Goepp. (3)]; un grand nombre d'espèces originaires de l'Europe centrale, en particulier de la Hongrie, ont été décrites principalement par Felix (4) : *Quercinium compactum* Schleid. (5), voisin par sa structure du *Quercus lusitanica*; *Quercinium Böckianum* Felix; *Quercinium helictoxyloides* Felix ; *Quercinium leptotichum* Felix [*Schimperites leptotichus* Schleid.]; *Quercinium primærum* Felix, [*Quercus primæva* Gœpp] espèce qui, d'après Felix, se rapproche du *Quercus castaneæfolia*, et que Hoffmann (6) rattache comme synonyme au *Quercinium sabulosum* ; des échantillons de provenances très diverses ayant été considérés comme appartenant au *Quercinium primærum*, il est possible que Felix et Hoffmann n'aient pas eu en vue la même espèce ; *Quercinium Staubi* Felix, voisin, comme le précédent, du *Quercus castaneæfolia* ; *Quercinium Staubi* var. *longiradiatum* Felix ; *Quercinium vasculosum* Felix [*Schmidites vasculosus* Schleiden]. Une autre espèce d'âge incertain, trouvée en Galicie, a été décrite par Conwentz (7) sous le nom de *Quercites transiens*; Caspary (8) a rapproché du *Quercus garryana* un bois fossile du Muséum de Königsberg, auquel il a donné le nom de *Quercus subgarryana*; Mercklin (9) a décrit deux espèces russes : *Quercinium rossicum*, voisin du *Quercus pedunculata*, et *Quercinium montanum*, étudié également par Krendowsky (10) qui le recueillit dans le sarmatien près d'Alexandrowa ; ce dernier est voisin du *Quercus*

(1 et 2) Unger, *Loc. cit.*, p. LXXIX et 107-108.

(3) Goeppert, *Neues Jahrb. f. mineral. n. Geogn.*, p. 518, pl. 8 B., 1839.

(4) Felix, Joh., Die Holzopale Ungars in paläophytologischer Hinsicht. *Jahrb. d. kön. Ung. geol., Anstalt*, VII, 1884. — Untersuchungen über fossile Hölzer. *Zeitsch. d. deutsch. geol. Gesellsch.*, 38-39, 1886-1887. — Beiträge zur Kenntnis der fossilen Hölzer Ungarns. *Mitt. aus dem Jahrbuche der konigl. ungarischen geolog. Anstalt*, VIII, 1887.

(5) Schmid und Schleiden, Ueber die Natur der Kieselhölzer. Iéna, 1855, p. 42.

(6) Hoffmann H., Ueber d. foss. Hölzer a. d. Mecklenburg. Diluvium. *Dissert. Rostock*, 1883.

(7) Conwentz H., Ueber die versteinten Hölzer aus dem norddeutschen Diluvium. *Dissert. Breslau*, 1876.

(8) Caspary R., Einige fossile Hölzer Preussens. *Kon. preuss. geol. Landesanst.*, IX, 1889.

(9) Mercklin C. V., Palæodendrologicon rossicum. Vergleichend anatomisch-mikroskopische Untersuchungen fossiler Hölzer aus Russland, Pétersbourg, 1855.

(10) Krendowsky M., *Abh. d. naturf. Gesellsch. b. d. Kaiserl. Universität Charkow*, 1880.

Tozza, d'après Felix, ou du *Quercus sessiliflora* d'après Mercklin. Enfin, Pampaloni (1) a décrit un *Quercinium astianum* du pliocène d'Asti. La forêt fossile du Parc national, en Amérique, a également fourni plusieurs *Quercinium* décrits notamment par Felix et Knowlton.

Tout récemment, alors que nous avions terminé cette étude, a paru un travail de A. J. Eames (2) qui mérite une mention toute particulière à cause des conclusions générales que prétend en dégager l'auteur.

Ce botaniste étudie un Chêne fossile des graviers aurifères (miocène) de Californie. Les rayons unisériés se présentent comme chez les Chênes vivants; les grands rayons, au contraire, ne sont pas homogènes et représentent des groupes de petits rayons agrégés en une masse fusiforme allongée ayant l'aspect d'un grand rayon normal. Ces petits rayons élémentaires sont pourtant séparés les uns des autres par des fibres ou par des fibres et du parenchyme ligneux. Cette structure tend à montrer que ces grands rayons dérivent des « faux rayons » des Cupulifères inférieures. Le *Quercus Knowltonii* Felix et le *Quercus lamarense* Knowlton semblent avoir une organisation très voisine de celle-ci. Le Chêne décrit par Eames aurait donc une structure primitive, beaucoup moins évoluée que celle des espèces actuelles; il représenterait un type ancestral.

Il est donc intéressant de constater que le *Quercinium eocenicum*, qui est *beaucoup plus ancien* que toutes les espèces mentionnées plus haut, n'a pas du tout la « structure primitive » dont parle A. J. Eames mais, au contraire, se présente exactement comme les espèces vivant actuellement dans nos forêts.

Nous avons déjà constaté (3), que les *Equisetum* éocènes avaient une structure absolument identique à celle des *Equisetum* actuels, mais on pourrait dire que les Prêles sont des plantes très simples ayant conservé un type primitif. Il est beaucoup plus curieux de constater que les Chênes éocènes

(1) Pampaloni L., Sopra alcuni legni silicissicati del Piemonte. *Boll. Soc. geol. ital.*, XXII, 1903.

(2) Eames A. J., On the origin of the broad ray in Quercus (*Botanical Gazette* XLIX, p. 161-166, Pl. VIII et IX, mars 1910.)

(3) Fritel et René Viguier, Les Equisetum fossiles et leur structure. *Rev. gén. Bot.*, t. XXI, p. 129, 1909.

étaient aussi compliqués, aussi évolués que les Chênes actuels. Ce simple fait montre combien il faut être prudent quand on veut, au sujet des théories de l'évolution, se baser sur la Paléontologie végétale. Il ne faut pas perdre de vue que les Phanérogames du début de l'ère tertiaire étaient aussi compliquées que les Phanérogames actuelles; les quelques types qu'on en connaît, provenant d'un petit nombre de stations, appartiennent aux familles les plus diverses et semblent aussi nombreux, aussi variés que de nos jours, et n'ont rien de « primitif ».

Les Cupulifères sont représentées, dans l'éocène inférieur, par un certain nombre d'empreintes. Dans les marnes heersiennes de Gelinden (1), on trouve plusieurs *Quercus* : *Q. Loozi*, *Q. arciloba*, *Q. Diplodon*, *Q. odontophylla*, *Q. palæodrys*, *Q. parceserrata*, dont on possède des feuilles, et, pour quelques-uns, des glands ; il y a également un certain nombre d'autres empreintes réunies par Saporta et Marion sous les noms génériques de *Pasaniopsis* (*P. retinervis*, *P. sinuatus*) et de *Dryophyllum* (*D. Dewalquei*, *D. curticellense*, etc.).

Plusieurs de ces espèces se retrouvent au même niveau, à Sézanne et dans le nord de la France (grès de Vervins, d'Artres, etc.), et quelques-unes, telles que le *Dryophyllum curticellense*, remontent même beaucoup plus haut dans l'échelle stratigraphique, leur présence ayant été constatée soit dans les grès sparnaciens, soit dans les grès cuisiens des environs de Soissons.

On voit donc que les Cupulifères étaient très nombreuses à l'époque éocène ; la présence de notre *Quercinium*, dans de sparnacien, n'a donc rien de surprenant. Nous ne pouvons naturellement savoir si ce bois appartient à un *Quercus*, à un *Pasaniopsis*, ou à un *Dryophyllum* ; ces deux derniers genres pouvaient, en effet avoir une structure identique à celle des *Quercus*.

(1) De Saporta et Marion, Revision de la flore des marnes heersiennes de Gelinden. *Mém. couronnés de l'Acad. Sc. de Belgique.* t. XXXVII et XLI, 1873-1878.

RÉSUMÉ

Nous avons pu étudier d'une manière détaillée la structure de deux bois fossiles appartenant tous deux à l'étage sparnacien.

Le premier échantillon est, d'une manière certaine, un bois de Conifère. L'alignement en une file des ponctuations aréolées et surtout la présence de canaux sécréteurs permettent de considérer ce bois comme provenant d'un des genres de la tribu des Picéées.

Un certain nombre de caractères négatifs permettent de supposer qu'il ne s'agit pas d'un *Pinus* ; aussi lui avons-nous donné le nom de *Piceoxylon Gothanii.*

Les cellules de la moelle montrent de place en place le mycélium d'un champignon que nous nommons *Nyctomyces Pini.*

Ce bois n'a, en tout cas, aucun rapport avec celui des genres de Conifères (*Sequoia*, *Cupressites*, *Taxodium*, *Glyptostrobus*) signalés jusqu'à présent à l'époque sparnacienne.

Le second bois, mieux conservé que le premier, provient d'une Dicotylédone : nous l'avons appelé *Quercinium eocenicum.*

Cette espèce est le plus ancien représentant du genre *Quercinium*. Par sa structure, ce bois se rapproche étroitement des Chênes actuels :

Les vaisseaux sont de deux sortes : les uns, de grande taille, isolés, correspondant à des vaisseaux de printemps ; les autres, plus petits, groupés en bandes obliques. Les grands vaisseaux sont bourrés de thylles formés au dépens des cellules du parenchyme voisin ayant fait saillie dans la cavité de ces vaisseaux et y ayant proliféré.

Tous ces vaisseaux présentent des ponctuations aréolées ; au centre de l'aréole ovale se trouve une fente allongée transversalement ou un peu obliquement.

Les fibres ont tantôt des parois très épaisses, avec de très rares ponctuations simples, tantôt des parois plus minces avec des ponctuations semblables à celles des vaisseaux.

Le parenchyme ligneux est formé de files de cellules courtes ; ces files sont tantôt isolées, tantôt groupées en petits rubans

tangentiels, tantôt réunies en petits îlots, et sont en rapport soit avec les fibres, soit avec les vaisseaux, soit avec les rayons.

Les rayons sont de deux catégories : les uns sont grands et épais, et forment au milieu du bois de grandes masses lenticulaires que contournent les fibres ; les autres, petits, sont formés d'une seule série de cellules ; ces derniers sont nombreux et contournent souvent les grands vaisseaux plus larges que l'intervalle séparant deux petits rayons consécutifs.

Bien qu'étant la plus ancienne espèce connue, le *Quercinium eocenicum* ne présente aucun caractère primitif par rapport aux Chênes modernes.

Ce travail a été poursuivi au laboratoire d'Organographie et Physiologie végétales du Muséum d'histoire naturelle; nous adressons tous nos remerciements à M. Van Tieghem, directeur de ce laboratoire, pour la bienveillance avec laquelle il a facilité nos recherches.

Nos études en cours sur les végétaux de l'étage sparnacien nous feront sans doute connaître d'autres bois dont la structure conservée sera susceptible d'être étudiée.

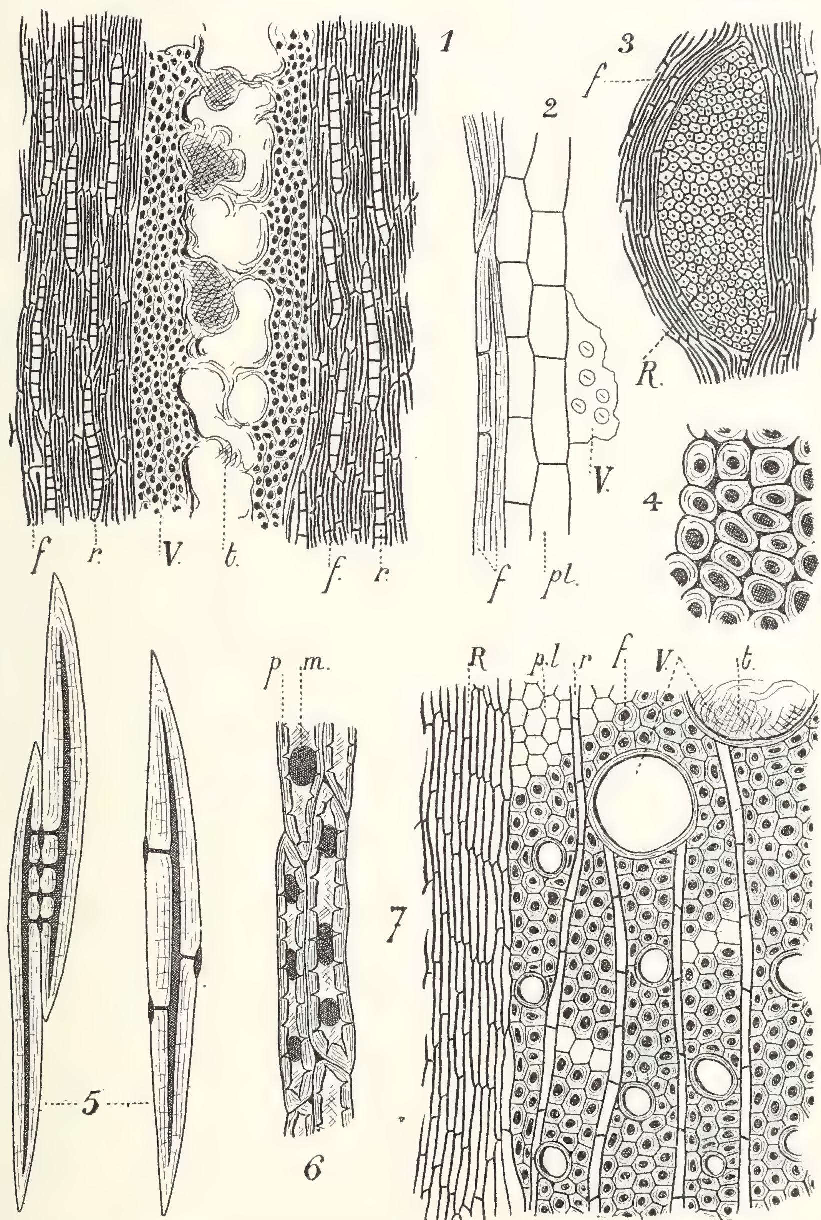


Fig. 1. — *Quercinium eocenicum*; coupe longitudinale tangentielle (schématique); *f*, fibres; *r*, rayons; V, vaisseau; *t*, thylles.

Fig. 2. — *Quercinium eocenicum*; fragment d'une coupe longitudinale montrant les fibres *f*, le parenchyme ligneux *pl*, et un fragment de la paroi d'un vaisseau V.

Fig. 3 — *Quercinium eocenicum*; coupe longitudinale tangentielle montrant un grand rayon R.

Fig. 4. — *Quercinium eocenicum*; cellules d'un grand rayon vues en coupe tangentielle.

Fig. 5. — *Quercinium eocenicum*; trachéides.

Fig. 6. — *Quercinium eocenicum*; cellules d'un grand rayon vues en coupe transversale.

Fig. 7. — *Quercinium eocenicum*; coupe tranversale schématique; R, grand rayon; *pl*, parenchyme ligneux; *r*, petits rayons; *f*, fibres; V, vaisseau; *t*, thylles.


BRITISH MUSEUM
B D
NATURAL HISTORY

REMARQUES A PROPOS DE

QUELQUES FOUGÈRES MÉSOZOIQUES

Par FERNAND PELOURDE

Dans diverses publications antérieures, j'ai décrit la structure des pétioles chez de nombreuses Fougères, fossiles ou actuelles, appartenant aux groupes les plus divers. J'ai constaté notamment que, dans ces pétioles, l'organisation de l'appareil vasculaire, quoique infiniment variée, se ramène toujours à un petit nombre de types fondamentaux, entre lesquels il existe d'ailleurs des termes de passage plus ou moins nets (1). Dans le présent travail, je me propose de donner des renseignements complémentaires sur la structure de certaines Fougères, et de tenter d'interpréter à leur lumière quelques particularités présentées par diverses formes éteintes.

Considérations générales. — Chez beaucoup de Fougères, il existe à la base des frondes deux faisceaux, dans chacun desquels la trace de la masse ligneuse présente un aspect qui rappelle plus ou moins celui d'un hippocampe.

Cet aspect peut subir de nombreuses variations de détails. Chez certaines espèces, telles que l'*Aspidium umbrosum*, il est tout à fait net (2), chaque faisceau ligneux se montrant constitué, sur les coupes transversales, par une portion centrale très renflée et par deux appendices terminaux recourbés en crochets vers l'intérieur.

Mais, dans d'autres cas, ces appendices peuvent être très courts (*Pteris serrulata*) (3), ou bien encore ils peuvent man-

(1) F. Pelourde, *Recherches comparatives sur la structure des Fougères fossiles et vivantes* (Ann. sc. nat., Bot., 9e sér., t. X, 1909, p. 115-147).

(2) Cf. F. Pelourde, *Recherches anatomiques sur la classification des Fougères de France* (Ann. sc. nat., Bot., 9e sér., t. IV, 1907, fig. 23).

(3) *Ibid.*, fig. 32.

quer, chaque hippocampe étant réduit à sa portion centrale (*Blechnum Lanceola*) (1).

Lorsqu'ils sont bien développés tous les deux, celui qui est situé du côté inférieur apparaît toujours comme moins important que l'autre. Cet appendice inférieur peut d'ailleurs se réduire à un massif de quelques vaisseaux seulement (*Phegopteris calcarea*, *Blechnum brasiliense*) (2), ou même disparaître à peu près complètement, malgré que l'appendice supérieur soit très nettement indiqué (*Aspidium Forsteri*, *Blechnum occidentale*) (3). De proche en proche, on arrive ainsi à rencontrer des modes d'organisation sensiblement analogues à celui qui caractérise les pétioles des *Aspidium*.

Aspidium. — On sait que chacun de ces pétioles possède à sa base un nombre de faisceaux supérieur à deux. Ces derniers sont disposés, sur les coupes transversales, suivant un arc ouvert du côté de la face supérieure de la fronde. En outre, les deux faisceaux qui terminent l'arc ainsi figuré sont de beaucoup plus importants que les autres, dont ils diffèrent également par l'aspect de leurs masses ligneuses. Celles-ci, au lieu d'avoir la forme d'arcs concaves du côté interne, sont généralement plus ou moins triangulaires, quelquefois quadrangulaires, et, en tout cas, prolongées, à leur extrémité supérieure, par un appendice recourbé en dedans (4). Elles ressemblent ainsi à deux hippocampes dépourvus de leurs régions inférieures, lesquelles sont remplacées par l'ensemble des petits faisceaux.

Woodwardia radicans. — Si l'on considère maintenant une fronde de *Woodwardia radicans*, on remarque à sa base environ dix faisceaux disposés comme ceux des *Aspidium*, et dont les deux supérieurs sont bien plus gros que les autres.

Dans chacun de ces derniers, la masse ligneuse (fig. 1) est constituée, sur les coupes transversales, par une région centrale très importante, dont les faces latérales sont toutes les deux concaves du côté externe. Cette région centrale, assez épaisse dans sa partie inférieure, se termine en pointe du côté supé-

(1) Cf. F. Pelourde, *Recherches anatomiques*... (*loc. cit.*), fig. 12.
(2) *Ibid.*, fig. 13, 24.
(3) *Ibid.*, fig. 11, 16.
(4) *Ibid.*, fig. 14, 15, 17, 18.

rieur, et se prolonge ensuite suivant un long appendice assez faiblement arqué, qui s'insère sur elle à angle aigu et se dirige vers l'intérieur. Du côté inférieur, elle est continuée par un autre appendice, beaucoup plus court que le premier, et renflé au sommet.

Cet appendice inférieur est bien plus développé que ne l'est son analogue chez le *Blechnum brasiliense* ou le *Phegopteris calcarea*, et le faisceau ligneux, considéré dans son ensemble, ressemble beaucoup plus à un hippocampe que ceux qui ont été décrits précédemment chez ces dernières espèces. Ainsi que je l'ai déjà indiqué, les deux gros faisceaux pétiolaires du *Woodwardia radicans* sont accompagnés par un assez grand nombre d'autres faisceaux, plus petits, comme cela a lieu chez les *Aspidium*. Dans les pétioles du *Blechnum brasiliense*, il existe encore un assez grand nombre de faisceaux analogues. Mais, chez le *Blechnum occidentale*, par exemple, dont la taille est très réduite par rapport à celle des espèces précédentes, il en existe un seulement. Enfin, dans les frondes qui possèdent deux faisceaux en forme d'hippocampes très bien développés, on n'en observe plus : il sont remplacés par les extrémités inférieures des deux « hippocampes ».



Fig. 1. — *Woodwardia radicans* : coupe transversale de l'un des deux faisceaux pétiolaires principaux. — Les éléments ligneux sont seuls figurés. En outre, dans cette figure, comme dans les figures 1, 2, 3, 5 et 6, c'est le côté correspondant à la face *ventrale* des frondes qui est tourné vers l'observateur.

Davallia. — Chez d'autres Fougères, telles que le *Pteris longifolia* ou les *Davallia* (*D. strigosa*, *platyphylla*...), on remarque, dès la base des pétioles, un faisceau unique en forme de double hippocampe. Toutefois, contrairement à ce qui se passe chez les espèces dont j'ai parlé en premier lieu, après la réunion de leurs deux faisceaux pétiolaires initiaux, la bande transversale qui réunit les extrémités inférieures des deux « hippocampes » est, non pas plane, mais plus ou moins sinueuse, et

elle possède un groupe de protoxylème au fond de chacune de ses concavités. Mais le nombre des sinuosités diminue progressivement, et la bande transversale devient rectiligne à un certain niveau (1).

Dicksonia. — Le même résultat est atteint chez les *Dicksoniées* actuelles, à une assez grande distance de la base des frondes (*Dicksonia antarctica, Sellowiana, Cibotium Schiedei, regale, glaucum*...), ainsi qu'à la base même des pétioles, chez les *Protopteris*.

Cyathea. — Vers la base des frondes, chez d'autres *Cyathéacées* appartenant notamment au genre *Cyathea*, l'appareil conducteur rappelle assez à première vue, par la forme de son contour général, celui que l'on observe au même niveau chez les *Dicksonia* ; mais il en diffère profondément en raison des transformations qu'il subit entre la base et le sommet des divers rachis.

Il est constitué, du côté inférieur, par un arc plus ou moins discontinu et parallèle à la surface du pétiole, et, dans sa partie supérieure, par deux groupes de faisceaux en forme de 7, ouverts du côté interne, et disposés de part et d'autre du plan de symétrie du pétiole (2).

Le nombre des faisceaux diminuant peu à peu, on arrive, à certains niveaux, à en avoir seulement deux en tout : un inférieur, équivalent à l'arc discontinu initial, et un supérieur, équivalent aux deux groupes en forme de 7, qui sont maintenant continus et réunis l'un à l'autre par leurs extrémités les plus internes (3). Mais jamais on n'observe de contact entre l'un des faisceaux du système inférieur et l'un de ceux du système supérieur. C'est seulement aux extrémités ultimes des rachis que ces deux systèmes se trouvent réunis en un seul (4).

Sur certaines coupes prélevées dans la partie supérieure d'un rachis secondaire de *Cyathea insignis*, j'ai constaté que la partie ligneuse de l'unique faisceau inférieur se trouvait réduite à un vaisseau. Un peu plus haut, le faisceau supérieur était

(1) Cf. F. Pelourde, *Recherches comparatives*.. (*loc. cit.*), fig. 5, 6, 7, 8, 9.

(2) Cf Thomæ, *Die Blattstiele der Farne*... (Jahrb. für wiss. Bot., t. XVII, 1886, p. 117).

(3) *Ibid.*, pl. 6, fig. 4 a-f, 5 a-b, etc.

(4) *Ibid.*, p. 117, 118.

définitivement réuni au faisceau inférieur : la masse ligneuse du nouveau faisceau ainsi obtenu constituait une bande étroite, allongée transversalement et formée par un nombre d'éléments assez faible.

Cyathéacées fossiles. — Les constatations qui précèdent vont nous permettre de déterminer les affinités de quelques tiges fossiles avec plus de précision qu'on ne l'a fait jusqu'ici.

Oncopteris. — Considérons d'abord celles qui ont été désignées sous le nom générique d'*Oncopteris* Dormitzer. Ces dernières, recueillies en petit nombre aux environs de Kaunic, en Bohême, dans des roches gréseuses appartenant au crétacé inférieur, et conservées au Musée de Prague, ont été réparties par Velenovsky dans deux espèces, l'*O. Kaunitziana* Dorm., sp., et l'*O. Nettvalli* Dorm. (1). Leurs cicatrices foliaires montrent à leur intérieur deux groupes de faisceaux situés l'un au-dessus de l'autre (fig. 2). Le groupe le plus inférieur est constitué par de nombreux petits faisceaux disposés suivant un arc à extrémités recourbées vers l'intérieur. L'autre comprend deux faisceaux en forme de V ou d'arcs plus ou moins nets, dont l'ouverture est située du côté interne.

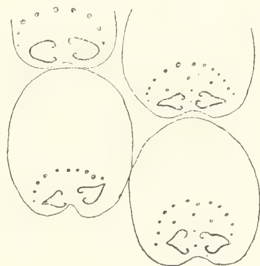


Fig. 2. — Quatre cicatrices foliaires observées à la surface d'une tige d'*Oncopteris Nettvalli*. — Chacune de ces cicatrices montre à son intérieur deux groupes de faisceaux ligneux disposés l'un au-dessus de l'autre. L'un de ces groupes, situé du côté inférieur (ou *ventral*), est constitué par de nombreux petits faisceaux ordonnés suivant un arc à extrémités plus ou moins recourbées vers l'intérieur. Quant à l'autre, il est constitué seulement par 2 grands faisceaux *continus*, en forme de V ouverts du côté interne. — (D'après Velenovsky).

La disposition relative de ces deux derniers faisceaux correspond exactement à celle des deux groupes en forme de 7 signalés par Thomæ chez les *Cyathea*. Il est vrai que leur masse ligneuse est continue au lieu d'être fragmentée. Mais, à divers niveaux, dans les frondes des *Cyathea*, il arrive souvent que les deux groupes en forme de 7 sont également continus (fig. 3) ;

(1) Velenovsky, *Die Farne der böhmischen Kreideformation* (Abhandl. der K. böhm. Gesellsch. der Wiss., VII Folge, 2 Band, 1888, p. 22-23, et pl. 5, fig. 1, 6).

ils rappellent alors beaucoup, par leur forme et par la position qu'ils occupent, les deux grands faisceaux figurés par Velenovsky dans les cicatrices de l'*Oncopteris Nettvalli*.

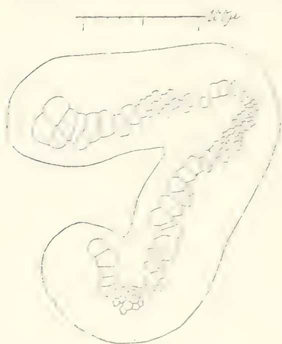


Fig. 3. — *Cyathea insignis* : coupe transversale de l'un des deux faisceaux pétiolaires supérieurs « en forme de V » observés dans un rachis secondaire. — Le contour général et les vaisseaux ont été seuls figurés.

Feistmantel et quelques autres auteurs ont rapproché les *Oncopteris* des *Cyathéacées*. Velenovsky, qui ne partage pas leur opinion à cet égard, rappelle qu'ils se sont appuyés pour l'établir sur l'examen de cicatrices incomplètes, dépourvues des deux grands faisceaux supérieurs. Personnellement, il considère les *Oncopteris* comme différant beaucoup de toutes les fougères vivantes connues, principalement au point de vue phyllotaxique, tout en comparant les cicatrices foliaires de l'*O. Kauniciana* à celles du *Dicksonia punctata* (1).

En réalité, comme je l'ai montré dans les lignes qui précèdent, ces cicatrices sont nettement construites suivant le même plan que celles des Cyathéées, *et c'est du côté de cette dernière tribu qu'il convient de rechercher les affinités du genre* Oncopteris.

Protopteris. — Ce dernier se distingue du genre *Protopteris*, qui appartient également à la famille des *Cyathéacées*, par des différences du même ordre que celles qui existent entre les représentants actuels de la tribu des *Dicksoniées* et ceux de la tribu des *Cyathéées*. On sait d'ailleurs que les *Protopteris*, recueillis dans divers terrains appartenant aux systèmes jurassique et crétacé, ont été rapprochés des *Dicksoniées*, notamment en raison de la structure de leurs tiges (2). On présume qu'ils ont dû porter certaines des frondes rapportées au genre *Dicksonia*, que l'on a rencontrées dans les mêmes horizons géologiques, mais dont on ne connaît malheureusement pas la structure anatomique.

En tout cas, chacune de leurs cicatrices foliaires possède un

(1) Velenovsky, *loc. cit.*, p. 22.

(2) Cf. notamment B. Renault, *Cours de botanique fossile*, 3e année, p. 73, 74, et pl. 9, fig. 2.

faisceau unique en forme de double hippocampe, avec deux étranglements latéraux très nets et une plaque inférieure sensiblement plane (1).

Ce faisceau diffère beaucoup, à première vue, de la bande vasculaire très sinueuse que l'on observe vers la base des pétioles chez les *Dicksoniées*. Mais cette dernière, le nombre de ses sinuosités diminuant progressivement, arrive, à un certain niveau, à ressembler considérablement au faisceau foliaire des *Protopteris*. Elle a alors nettement la forme d'un double hippocampe, avec, du côté inférieur, une bande transversale sensiblement plane et terminée à chaque extrémité par un groupe de protoxylème (2). La région centrale de chacun de ses « hippocampes » ne possède guère qu'une assise de vaisseaux, au lieu d'être renflée plus ou moins considérablement, comme cela a lieu chez le *Pteris longifolia* ou l'*Aspidium umbrosum*, par exemple. Il présente ainsi une épaisseur à peu près uniforme dans toute son étendue, comme les faisceaux foliaires des *Protopteris*.

A tous les points de vue, ces derniers manifestent des affinités très nettement indiquées vers la tribu des Dicksoniées, *de même que les* Oncopteris *en manifestent vers celle des* Cyathéées.

Diptéridinées fossiles et vivantes. — Considérons maintenant quelques fragments de tiges fossiles rapportés, non plus aux *Cyathéacées*, mais aux *Diptéridinées*, et sur certains desquels on a observé des cicatrices pétiolaires pourvues chacune d'un faisceau qui, par sa forme, rappelle beaucoup, à première vue, celui des *Protopteris*.

La famille des *Diptéridinées* est connue à l'état fossile depuis la fin de l'époque triasique ; elle a existé, plus ou moins abondante, en divers points de l'Europe, au cours de l'ère secondaire, et on en a signalé également des représentants dans l'Amérique du Nord, ainsi qu'en Perse et au Tonkin (3) ; mais, jusqu'ici, sa présence n'a pas été indiquée avec certitude dans l'Inde, non plus qu'en Afrique, en Australie et dans l'Amérique du Sud, c'est-à-dire dans les restes de l'ancien conti-

(1) Cf. B. Renault, *Cours...* (*loc. cit.*), p. 74, et pl. 9, fig. 3.

(2) Cf F. Pelourde, *Recherches comparatives...* (*loc. cit.*), p. 121.

(3) Zeiller, *Flore fossile des gîtes de charbon du Tonkin* (Études des gîtes minéraux de la France, 1903, p. 94-131, et pl. 18-34).

nent de Gondwana. Actuellement, elle est représentée uniquement dans l'Inde et les îles malaises, par le genre *Dipteris*, qui comprend quatre espèces (1).

Rhizomopteris Gunni. — Parmi les *Diptéridinées* fossiles, le seul spécimen de tige qui puisse donner une idée de sa structure propre a été recueilli dans un terrain rapporté au jurassique supérieur, aux environs de Culgower (Sutherland) et désigné par M. Seward sous le nom de *Rhizomopteris Gunni* (2). Il présentait sur sa face supérieure les bases de trois pétioles, dont la structure n'a malheureusement pas pu être déterminée. En coupe transversale, il a montré, autour d'une masse centrale de tissu fondamental, les restes d'un anneau ligneux rappelant celui qui existe dans les tiges des *Dipteris* (fig. 4).

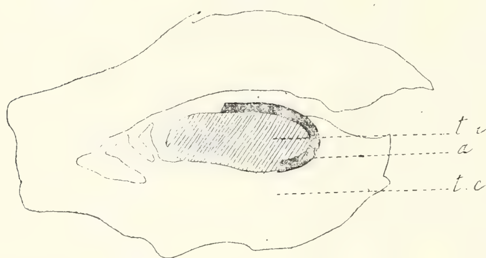


Fig. 4. — Coupe transversale d'une tige fossile (*Rhizompoteris Gunni*). — *a*, reste de l'anneau ligneux ; *t.e*, tissu fondamental entourant ce dernier ; *t.i*, tissu fondamental situé à l'intérieur du même anneau ligneux. — (D'après M. Seward).

D'après M. Seward, ce rhizome pourrait correspondre à l'une des nombreuses espèces d'*Hausmannia* qui abondent dans les roches où il a été recueilli, auquel cas il se rapporterait presque indubitablement à la famille des *Diptéridinées*. D'ailleurs, M. Seward fait remarquer que les rhizomes d'*Hausmannia* décrits par Richter (3) lui ressemblent beaucoup, de même qu'ils ressemblent à ceux des *Dipteris*.

Rhizomopteris cruciata. — D'autres *Rhizomopteris*, trouvés en place aux environs de Hör, en Scanie, dans une mince couche d'argile datant de l'époque liasique (4), ont été désignés

(1) Cf. Seward and Dale, *On the structure and affinities of* Dipteris, *with notes on the geological history of the* Dipteridinæ (Phil. Trans. Roy. Soc. London, t. 194, 1900, p. 487-492).

(2) Seward, *The Jurassic Flora of Sutherland* (Trans. Roy. Soc. Edinburgh, vol. 47, part 4 (nº 23), 1911, p. 671, 672, et pl. II, fig. 40 ; pl. III, fig. 41, 41 A).

(3) Richter, *Beiträge zur Flora der unteren Kreide Quedlinburgs*, I, Leipzig, 1906.

(4) Cf. Nathorst, *Les dépôts mésozoïques précrétacés de la Scanie* (Geologiska Föreningens I Stockholm Förhandlingar, mars 1910, p. 519 et fig. 7).

par M. Nathorst sous le nom de *Rhizomopteris cruciata*, et considérés par ce paléontologiste comme correspondant aux frondes que Brongniart a appelées *Clathropteris menisciodes* (1).

M. Nathorst les a observés à l'état de fragments carbonisés, dont la largeur variait de $1^{cm},5$ à $2^{cm},5$. D'après lui, ils rampaient sans doute horizontalement dans un sol plus ou moins marécageux, ce qui explique que les cicatrices foliaires existent exclusivement sur leur face supérieure.

Ces cicatrices étaient très distantes les unes des autres : une fois seulement, M. Nathorst en a observé deux sur le même spécimen, séparées par un intervalle d'environ 11 centimètres. Elles paraissent avoir existé presque uniquement dans les régions où les rhizomes se ramifiaient : de part et d'autre de chacune d'elles, ces derniers montrent presque toujours, en effet, deux branches latérales d'inégale importance (2). Elles sont, en outre, très irrégulières, et M. Nathorst en conclut que les pétioles dont elles représentent les traces n'ont pas dû être articulés sur les rhizomes qui les portaient, contrairement à ce qui semble avoir eu lieu chez le *Rhizomopteris Schenki*.

Rhizomopteris Schenki. — Les spécimens qui constituent cette dernière espèce ont été rencontrés à Palsjö, en Scanie, ainsi que dans les argiles des environs de Hör; ils semblent représenter les tiges du *Dictyophyllum Nilssoni* Brgnt., sp. (3).

En tout cas, chez les *Rhizomopteris cruciata* et *Schenki* (fig. 5), ainsi qu'à la surface d'un rhizome que M. Nathorst a cru pouvoir rapporter au *Thaumatopteris Schenki* (4), les cicatrices foliaires, quand elles sont suffisamment bien conservées, montrent à leur intérieur la trace d'un faisceau ligneux pourvu d'un étranglement sur chacune de ses faces latérales, et rappelant par sa forme générale un double « hippocampe ». L'épaisseur de ce faisceau est à peu près uniforme dans toute

(1) Nathorst, *Bemerkungen über* Clathropteris menisciöides *Brgnt und* Rhizomopteris cruciata *Nath.* (Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handlingar, Bd. 41, nº 2, 1906, p. 8-11; pl. 2, fig. 6-9, et pl. 3, fig. 4-9).

(2) *Ibid.*, pl. 3, fig. 5, 7, 8, 9.

(3) Voir, au sujet du *R. Schenki* : Nathorst, *Beiträge zur fossilen Flora Schwedens. Ueber einige rhätische Pflanzen von Palsjö in Schonen*, Stuttgart, 1878, — et Nathorst, *Bemerkungen...* (*loc. cit.*), p. 8, et pl. 3, fig. 3.

(4) Nathorst, *Ueber* Thaumatopteris Schenki *Nath.* (Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handlingar, Bd. 42, nº 3, 1906, p. 5, et pl. 1, fig. 12).

son étendue, comme chez les *Protopteris* et aussi, à certains niveaux, dans les feuilles des *Dicksoniées* actuelles.

Dipteris conjugata. — Étudions ensuite la structure anatomique des frondes des *Dipteris*, afin de la comparer à celle des cicatrices foliaires des *Rhizomopteris*.

J'ai pu examiner quelques fragments de pétioles et de limbes desséchés, appartenant au *Dipteris conjugata* et provenant de l'herbier du Muséum de Paris.

Deux de ces fragments adhéraient à une tige, et chacun d'eux

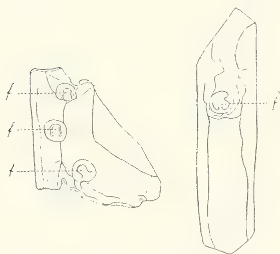


Fig. 5. — *Rhizomopteris Schenki* (à gauche) et *cruciata* (à droite), montrant à leur surface des cicatrices foliaires, à l'intérieur de chacune desquelles on remarque la trace d'un faisceau ligneux, *f*. — (D'après M. Nathorst).

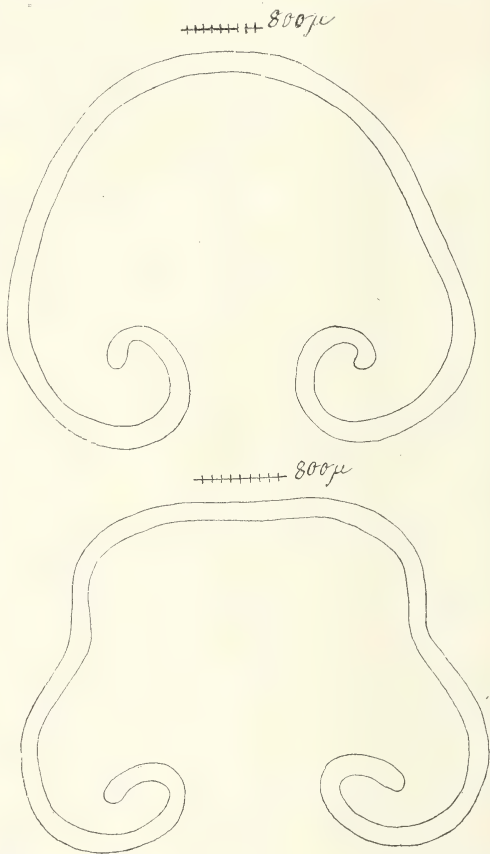


Fig. 6. — *Dipteris conjugata* : coupes transversales de l'appareil vasculaire du pétiole (le contour général de cet appareil est seul figuré). — La coupe supérieure correspond à la base du pétiole, et l'autre à un niveau un peu plus élevé.

possédait dans sa région inférieure, durant un peu plus d'un centimètre, un faisceau en forme d'arc ouvert du côté supérieur, et dont les extrémités étaient fortement recourbées en crochets vers l'intérieur (fig. 6). Ce faisceau, dont l'aspect rappelle beaucoup celui des faisceaux foliaires de la même espèce, lorsqu'ils quittent la tige, possède une masse ligneuse très

mince, laquelle se trouve par endroits réduite à une assise unique de vaisseaux, et montre sur sa face interne un grand nombre de pôles légèrement proéminents : sur une des coupes transversales que j'ai étudiées, il existait près de soixante-dix de ces pôles.

Le faisceau qui vient d'être décrit ressemble beaucoup aux faisceaux pétiolaires des *Osmondacées*, mais il est plus mince que ces derniers et moins aplati perpendiculairement au plan de symétrie.

A une assez faible distance du point d'insertion des pétioles, j'ai vu se former sur sa face inférieure, ainsi que sur chacune de ses faces latérales, une gouttière, d'abord très étroite, mais qui s'élargissait rapidement. Il importe de remarquer que les deux gouttières latérales se forment l'une après l'autre. En tout cas, la forme du faisceau initial se trouve ainsi modifiée, et sa trace devient semblable à celle qui a été figurée par M. Seward et Miss Dale (fig. 6) (1), ainsi qu'à celle des faisceaux pétiolaires observés à la surface des *Rhizomopteris* décrits par M. Nathorst, et chez lesquels elle existait dès la base des pétioles.

La partie ligneuse du faisceau en question, lorsqu'elle est étranglée latéralement, diffère profondément des faisceaux ordinaires en doubles « hippocampes », par exemple de celui qu'on observe dans certaines régions des frondes chez les *Dicksoniées*, car elle possède des pôles nombreux répartis tout le long de sa surface interne, et non plus localisés dans ses quatre concavités.

Il est fort regrettable que, par suite du manque de spécimens à structure conservée, on ne puisse préciser le nombre et la position des pôles dans les faisceaux foliaires des *Diptéridinées* fossiles et des *Protopteris*. Mais, d'après ce qui vient d'être dit, il est infiniment probable que les faisceaux figurés par M. Nathorst chez quelques *Rhizomopteris* ne sauraient être comparés à ceux des *Protopteris*, malgré les ressemblances qu'ils paraissent avoir avec ces derniers, à première vue.

D'autres échantillons m'ont permis de constater que le faisceau ainsi obtenu chez le *Dipteris conjugata* se partage en

(1) Seward and Dale, *loc. cit.*, pl. 47, fig. 3.

deux moitiés dans la région supérieure des pétioles, un peu avant la bifurcation de ces derniers, et suivant un plan qui coïncide à peu près avec le plan de symétrie. Les deux faisceaux résultant de cette dichotomie se subdivisent ensuite plusieurs fois, d'une manière assez compliquée (1). En même temps, la gouttière du pétiole s'élargit considérablement, et, en fin de compte, sa face supérieure devient à peu près plane. Les divers faisceaux sont alors disposés sensiblement sur un seul plan, avant de passer dans les nervures principales, lesquelles se dichotomisent un certain nombre de fois dans l'étendue du limbe. Le faisceau unique de chacune de ces nervures, ou bien de l'une de leurs subdivisions, reprend une forme d'arc, à extrémités recourbées vers l'intérieur, et pourvu d'un certain nombre de pôles sur sa face interne (2). La forme de l'appareil conducteur devient ainsi analogue à celle qu'il présentait à la base extrême du pétiole ; ses premières subdivisions ont été déterminées par les étranglements dont il a été question, lesquels ont modifié considérablement son aspect, durant un certain temps.

Dipteris Wallichi. — J'ai pu étudier également un fragment de limbe de *Dipteris Wallichi*, ainsi qu'un autre fragment provenant de la région supérieure d'un pétiole de la même espèce. Ce dernier m'a montré un certain nombre de faisceaux en forme d'arcs, indivis ou en train de se dichotomiser. Quant au faisceau de chaque nervure principale, il avait une forme à peu près semblable à celle qui a été indiquée chez le *D. conjugata*. Mais il m'a été impossible de suivre les transformations de l'appareil conducteur d'un bout à l'autre de la fronde, comme je l'avais fait chez le *D. conjugata*.

En somme, chez le D. conjugata, *si l'on fait abstraction de la forme étranglée que présente momentanément le faisceau pétiolaire, en vue des fragmentations qu'il doit subir, on peut dire que la trace de ce faisceau ressemble beaucoup à celle du faisceau pétiolaire des* Osmondacées.

Il est intéressant de constater qu'il existe également de grandes

(1) Voir, au sujet de ces subdivisions : Seward and Dale, *loc. cit.*, p. 498, ainsi que la figure de la page 497.

(2) *Ibid.*, pl. 49, fig. 38.

analogies entre les racines des Fougères appartenant à cette dernière famille et celles des *Dipteris*.

Des fragments de racines de *D. Wallichi* m'ont montré en coupes transversales un faisceau ligneux triarche très net, entouré par une mince couche de liber, en dehors de laquelle l'écorce était constituée par des cellules dont les parois étaient de plus en plus épaissies à mesure que l'on avançait vers l'extérieur. A la périphérie de cette écorce, enfin, j'ai remarqué les restes de l'assise épiblémique, représentés par de grandes cellules à parois minces.

Dans un autre fragment de racine appartenant au *D. conjugata*, j'ai observé un faisceau ligneux tétrarche. Comme chez le *D. Wallichi*, l'écorce avait ses membranes d'autant plus épaissies que les cellules considérées étaient plus externes. Au-dessous de l'épiblème, j'ai remarqué une ou deux assises corticales qui se distinguaient beaucoup plus nettement du reste de l'écorce que chez le *D. Wallichi*. Leurs membranes étaient très épaissies, et leurs lumières souvent réduites au point de devenir ponctiformes.

Les quelques différences que présente cette structure avec celle que j'ai décrite chez le *D. Wallichi* doivent tenir surtout à des questions de niveaux ou d'âge. Dans des spécimens de *D. conjugata* étudiés par M. Seward et Miss Dale, ces auteurs ont observé en effet un faisceau ligneux seulement triarche (1). Ces variations sont du même ordre que celles que j'ai relatées antérieurement chez le *Matonia pectinata* (2). Dans certaines coupes de racines appartenant à cette dernière espèce, j'ai remarqué un faisceau ligneux bicentre, constituant une bande diamétrale, comme chez la grande majorité des Fougères. Dans d'autres coupes, ce faisceau, encore bicentre, était plus ou moins arqué, et sur quelques-unes d'entre elles j'ai même observé l'origine d'un troisième pôle qui, dans d'autres sections, se trouvait enfin réuni au reste de la masse ligneuse.

Ainsi, les racines des *Dipteris* se distinguent de celles de la plupart des Fougères en ce que leur faisceau ligneux possède plus de deux pôles, et aussi en ce que les assises de leur écorce

(1) Seward and Dale, *loc. cit.*, p. 495.
(2) *Recherches comparatives...* (*loc. cit.*), p. 137.

dont les membranes sont le plus épaissies se trouvent situées en dessous de l'épiblème, au lieu d'entourer le cylindre central.

De même, dans les racines de l'*Osmunda regalis*, dont le faisceau ligneux est diarche, il n'existe pas de gaine scléreuse autour de l'appareil conducteur (1). Les cellules corticales ont leurs parois d'autant plus épaissies qu'elles appartiennent à des assises plus externes.

Celles du *Todea barbara* ressemblent encore davantage à celles des *Dipteris*. Leur faisceau ligneux, constitué par un grand nombre d'éléments, était triarche sur les coupes que j'ai examinées, et sa forme rappelait à peu près celle d'un triangle équilatéral. Dans les spécimens étudiés par MM. Seward et Ford, il était tantôt diarche, comme chez l'*Osmunda regalis*, tantôt triarche (2). Quant à l'écorce, elle était constituée de la même manière que celle des racines de l'*Osmunda regalis* et des *Dipteris*.

Chez les *Osmondacées* fossiles étudiées par MM. Kidston et Gwynne-Vaughan (3), les racines semblent également avoir été construites suivant un plan analogue à celui qui vient d'être indiqué chez les formes précédentes. C'est ainsi que, chez plusieurs d'entre elles (*Thamnopteris Schlechtendali*, *Osmundites Kolbei*, *Schemnitzensis*, *Skidegatensis*), l'écorce de ces racines comprenait une zone interne à membranes minces et une zone externe à membranes épaissies (4). De même, chez le *Zalesskya gracilis*, MM. Kidston et Gwynne-Vaughan ont remarqué que l'épaisseur des parois des cellules corticales augmentait à mesure que ces cellules devenaient plus excentriques (5).

Quant au cylindre central, il possédait un faisceau généralement diarche (6). Ce faisceau, très épais dans certains cas

(1) Van Tieghem, *Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires : Mémoire sur la racine* (Ann. sc. nat., Bot., 5e sér., t. XIII, 1870-71, p. 69).

(2) Seward and Ford, *The anatomy of* Todea, *with notes on the geological history and affinities of the* Osmundaceæ (Trans. Linn. Soc. London, Second Series, vol. 6, Botany, 1901-1905, p. 247).

(3) *On the fossil Osmundaceæ* : 4 mémoires (Trans. Roy. Soc. Edinburgh, vol. 45, part 3 (no 27), 1907, p. 759-778 ; — vol. 46, part 2, (no 9), 1908, p. 213-231 ; — vol. 46, part 3 (no 23), 1909, p. 651-665 ; — vol. 47, part 3 (no 17), 1910, p. 455-474).

(4) *Ibid.*, mém. 1, p. 774 ; — mém. 3, p. 657 ; — mém. 4, p. 461, 464.

(5) *Ibid.*, mém. 2, p. 226.

(6) *Ibid.*, mém. 2, pl. 3, fig. 19, 20 ; — mém. 3, pl. 5, fig. 40 ; — mém. 4, pl. 3, fig. 21.

(*Zalesskya gracilis*, *Osmundites Kolbei*), comme cela arrive souvent aussi chez l'*Osmunda regalis*, était triarche dans la plupart des coupes de racines appartenant au *Bathypteris rhomboidea* (1). Toutefois, dans d'autres sections de racines de la même espèce, la masse ligneuse était seulement diarche ; dans ce dernier cas, elle pouvait d'ailleurs être très épaisse et manifester une tendance très nette à devenir triarche (2).

Ces différences tiennent évidemment à des questions de niveaux ou d'âge (3), comme celles que j'ai signalées chez le *Matonia pectinata*.

Conclusion. — Ainsi, dans les familles des *Osmondacées* et des *Diptéridinées*, qui ont été toutes les deux très importantes durant l'époque secondaire (4), les racines et les pétioles manifestent dans leur organisation anatomique un certain nombre de caractères concordants et plus ou moins aberrants.

La structure de l'appareil conducteur des frondes est particulièrement intéressante chez le *Dipteris conjugata*.

On a vu, en effet, dans les pages précédentes, que cet appareil présente, à la base des pétioles, et durant un court espace, deux aspects très différents l'un de l'autre. Dans des types fossiles construits de la même manière, les faisceaux des cicatrices foliaires que l'on observerait à la surface des tiges pourraient par conséquent présenter des formes variables suivant les niveaux auxquels les frondes auraient été détachées. La connaissance des transformations que je viens de rappeler chez le *Dipteris conjugata* permettrait peut-être alors d'éviter des confusions erronées et des distinctions illusoires.

(1) Kidston and Gwynne-Vaughan, *loc. cit.*, mém. 3, p. 660, et pl. 7, fig. 56.

(2) *Ibid.*, mém. 3, p. 661, et pl. 7, fig. 55.

(3) *Ibid.*, mém. 3, p. 661.

(4) Voir notamment, à propos de leur distribution géologique : Seward and Dale, *loc. cit.*, p. 502-508 ; — Seward and Ford, *loc. cit.*, p. 250-254 ; — Kidston and Gwynne-Vaughan, *loc. cit.* : mém. 2, p. 219, et mém. 4, p. 464-465.

RECHERCHES

SUR LA PÉNÉTRATION

DES SELS DANS LE PROTOPLASME

ET SUR

LA NATURE DE LEUR ACTION TOXIQUE

Par Jean DE RUFZ DE LAVISON

INTRODUCTION

L'un des points fondamentaux de l'étude de la toxicité est la recherche du processus intime de l'action des sels sur le protoplasme vivant.

Tandis qu'on possède un grand nombre de données sur la toxicité d'un sel vis-à-vis d'une cellule ou d'un organe, on connaît peu la nature intime de l'action qui amène la mort du protoplasme.

La question est d'ailleurs extrêmement complexe (1), les données expérimentales fort peu nombreuses, et les théories générales émises jusqu'à présent pour expliquer la nature de l'action toxique ne sont souvent que des hypothèses basées soit sur les propriétés générales des sels, soit sur les propriétés générales des colloïdes. D'ordinaire, les résultats tirés de l'observation directe de l'action des sels sur le protoplasme ne tiennent aucune place dans les théories admises.

Il est évident qu'il ne faut pas songer à connaître le mécanisme de l'action intime du sel sur la matière vivante si l'on ne tient pas compte des propriétés générales des sels et de

(1) Ce qui complique beaucoup les choses est la difficulté qu'on éprouve à indiquer un caractère distinctif bien net entre le protoplasme vivant et le protoplasme mort; on admet généralement que ce dernier est toujours coagulé.

celles du protoplasme, c'est-à-dire qu'il n'est pas possible de séparer les recherches sur la nature de l'action toxique de l'étude des propriétés générales des sels et des corps colloïdaux.

*
* *

Malheureusement, nous n'avons jusqu'à présent que des connaissances incomplètes sur les matériaux que nous mettons en présence.

Je veux dire par là que les propriétés générales du protoplasme et des sels devraient être précisées sur bien des points avant de pouvoir guider sûrement nos recherches.

Si, actuellement, on connaît relativement bien certaines propriétés des solutions colloïdales, au point de vue de leur coagulation par exemple, on connaît très peu les solutions albuminoïdes, qui sont intéressantes parce qu'elles entrent en grande majorité dans la composition du protoplasme vivant. Leur nature étant beaucoup plus complexe, la théorie de leur coagulation reste encore à établir.

Quant au protoplasme lui-même, il a été fort peu étudié au point de vue physique. On sait cependant qu'il n'est pas absolument comparable à une solution albuminoïde inerte. Quelques différences entre l'albumine inerte et le protoplasme vivant ont été déjà établies; dans le cours de ce Mémoire, j'aurai à en indiquer plusieurs autres.

Les propriétés générales des sels devront, bien entendu, aussi nous servir dans l'étude de l'action toxique ; certaines grandeurs et propriétés des molécules des radicaux ou des ions (1), etc. ont souvent été envisagées et l'on a cherché un lien entre celles-ci et la toxicité des sels. Nous verrons dans le cours de ce travail qu'il est cependant impossible de baser autre chose que des hypothèses sur les données physico-chimiques actuelles, dont la connaissance est pourtant indispensable.

Pour rester dans le domaine expérimental, il sera plus intéressant, à notre point de vue, d'étudier l'action du sel sur le protoplasme.

(1) Je me suis surtout occupé de la toxicité des sels qui possèdent des radicaux non complexes. C'est évidemment par l'étude de ces substances simples qu'il faut commencer.

Il y aura donc lieu d'étudier la toxicité des sels à l'égard de la cellule et dans quelle mesure la toxicité d'un composé peut être prévue d'après la toxicité de ses radicaux dans divers autres composés. Il faudra étudier aussi les propriétés coagulantes de ces sels vis-à-vis du protoplasme, puis la faculté qu'a un sel de pénétrer ou de ne pas pénétrer dans le protoplasme vivant ; le mode d'action d'un sel sera en effet vraisemblablement très différent selon qu'il pourra ou non pénétrer dans la cellule vivante.

Les résultats obtenus dans ces recherches seront donc surtout relatifs à la nature du protoplasme vivant et à la pénétration des sels dans le protoplasme.

Cependant, malgré les faits qui seront établis, ce n'est pas une seule mais plusieurs théories de la toxicité que je pourrais tenter d'édifier, comme chaque fois qu'avec un nombre restreint de faits, on cherche à établir une théorie générale.

*
* *

Ce travail a été commencé en 1907 et poursuivi au Laboratoire de Botanique de la Sorbonne et au Laboratoire de Biologie de Fontainebleau, puis au Laboratoire d'Organographie et de Physiologie végétale du Muséum.

J'adresse à mes maîtres, M. Van Tieghem et M. Gaston Bonnier, l'expression de ma reconnaissance pour la bienveillance qu'il m'ont toujours témoignée.

Je n'oublie pas ce que je dois à l'enseignement de mes premiers maîtres, M. Lecomte, Professeur au Muséum, et M. André, Professeur à l'Institut agronomique.

Les conseils de M. Molliard, Professeur-Adjoint à la Sorbonne, m'ont souvent été fort utiles au cours de ces recherches ; je l'en remercie ici bien vivement.

CHAPITRE PREMIER

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES QUI PEUVENT NOUS GUIDER DANS L'ÉTUDE DE LA TOXICITÉ

Nous avons vu qu'il était impossible de séparer, par exemple, l'étude de la toxicité proprement dite de l'étude de la pénétration des sels dans le protoplasme ; un certain nombre d'autres propriétés soit des sels, soit du protoplasme ont une grande importance. Je passerai donc en revue les propriétés du protoplasme, les propriétés des sels, au point de vue qui nous occupe, puis le mode d'action des sels sur le protoplasme ; dans le cours de cet exposé, j'indiquerai les théories qui ont été basées soit sur les propriétés des sels, soit sur les propriétés des solutions colloïdales.

I. — PROPRIÉTÉS GÉNÉRALES DES COLLOÏDES ET DU PROTOPLASME

La connaissance des solutions colloïdales est, comme on sait, nécessaire pour l'étude du protoplasme.

Les propriétés générales des solutions colloïdales sont cependant si nombreuses et si complexes que je n'entrerai pas dans les détails à leur sujet. Je me propose uniquement d'exposer les quelques propriétés particulières à ces états physiques, que nous devons connaître avant d'aborder l'étude des solutions colloïdales particulières qui forment en grande partie la matière vivante.

C'est au point de vue de leur coagulation que les colloïdes sont intéressants pour nous, car, lors de la mort de la cellule, il se passe souvent dans le protoplasme des phénomènes analogues à la coagulation.

Solutions colloïdales.

On sait, depuis un certain nombre d'années, que l'on peut trouver tous les intermédiaires entre les solutions véritables et les suspensions grossières, dans les liquides, de particules fines,

visibles au microscope. Les solutions colloïdales sont précisément les intermédiaires entre les vraies solutions et les suspensions grossières.

On peut distinguer :

1° Les *suspensoïdes*, qui se rapprochent le plus des suspensions grossières ;

2° Les *émulsoïdes*, qui se rapprochent au contraire davantage des solutions vraies.

1° Suspensoïdes.

Ces suspensions colloïdales se rapprochent des suspensions grossières ; ce seront, par exemple, l'or, le platine à l'état colloïdal, les solutions de trisulfure d'arsenic, etc.

Elles ne sont jamais concentrées au delà de 2 p. 1 000.

Elles ne contiennent, en général, qu'une très petite quantité de matières salines, et sont facilement précipitables par la plupart des électrolytes.

Elles sont actuellement relativement bien connues au point de vue de leur coagulation, mais se distinguent d'une manière considérable des solutions colloïdales qui existent dans le milieu vivant.

Il est bien entendu qu'il m'est impossible de rappeler ici la théorie de leur coagulation, qui d'ailleurs n'est pas applicable aux albuminoïdes.

2° Émulsoïdes.

Les émulsoïdes, qui se rapprochent des solutions vraies, ont leurs particules colloïdales plus petites. Nous pourrions prendre, par exemple, comme type les solutions de gélatine ou les solutions d'albumine dans l'eau.

Elles peuvent être obtenues bien plus concentrées que les suspensoïdes, et contiennent en outre très généralement une quantité de sels bien plus considérable, elles sont beaucoup plus stables, c'est-à-dire qu'elles coagulent beaucoup plus difficilement par l'adjonction d'électrolytes.

Les propriétés des émulsoïdes sont d'ailleurs considérablement plus complexes que celles des suspensoïdes. Je me bornerai à étudier dans leur ensemble les propriétés des

solution albuminoïdes, puisque le protoplasme est en majeure partie formé de ces substances.

Albuminoïdes. — État physique. — Les albuminoïdes sont des émulsoïdes, mais on a pu les regarder jusqu'à un certain point comme intermédiaires entre les suspensoïdes et les émulsoïdes, parce qu'elles sont plus stables que les uns et moins stables que les autres. (Il ne faut d'ailleurs pas attacher trop d'importance à cette comparaison.).

Elles contiennent très généralement une assez grande proportion de sels qui ne peuvent jamais leur être enlevés complètement par dialyse. La stabilité des colloïdes est d'ailleurs normalement due, dans la plupart des cas connus, à ce qu'il existe au moins une petite proportion de sel dans le liquide, de sorte qu'un colloïde n'est pas seulement une suspension d'un corps dans l'eau, mais c'est un état plus complexe comprenant une phase solide, une phase liquide et une phase dissoute.

Coagulation. — Au point de vue de l'action des sels, on sait :

Que les albuminoïdes sont précipitables par les solutions de certains sels alcalins et alcalino-terreux. Il semble qu'ici, il s'agisse bien de véritables déplacements, comparables en tous points à des phénomènes d'abaissement de la solubilité ; la coagulation ne s'obtient en effet, lorsqu'elle est possible, que par l'adjonction de grandes quantités de sels. L'on précipiterait de même un corps qui se trouverait non en solution colloïdale mais en solution ordinaire dans l'eau. Les solutions d'albumine sont donc relativement stables vis-à-vis des sels alcalins et alcalino-terreux.

D'autres groupes de sels, agissent à de faibles concentrations comme dans la coagulation des suspensoïdes. Les sels des métaux lourds coagulent, en effet, très rapidement les albuminoïdes, qu'on les emploie à de faibles ou à de fortes concentrations. Le phénomène est très complexe ; il existe évidemment un équilibre entre l'albumine précipitée et le sel, puisque le précipité peut être dissous par un excès de réactif (1). Les

(1) Le précipité doit cependant être considéré comme immédiatement irré-

albumines sont encore coagulées par les sels d'aluminium, de glucinium et les sels des métaux des terres rares employés seulement à une faible concentration, car le précipité est très soluble dans un excès de réactif.

Les albumines sont, normalement, légèrement négatives (1). L'addition d'une petite quantité d'acide semble, chez les albuminoïdes primitivement neutres, rendre la charge des granules négative, tandis que l'addition d'une petite quantité de base semble rendre la charge positive. Mais ici, contrairement à ce qui a lieu avec les suspensoïdes, la nature de la charge des granules ne semble pas avoir une grande importance dans la coagulation, puisque dans tous les cas ce sont les cathions qui ont principalement une action coagulante.

Un fait à peu près certain est cependant le suivant : les albumines dialysées très longtemps, ayant perdu la majeure partie des sels dissous qu'elles contiennent normalement, deviennent électriquement neutres. Elles sont, dans ce cas, bien plus stables que dans les conditions ordinaires, elles ne seraient même plus précipitables par les sels des métaux lourds (2).

A mesure que les granules reprennent une charge, ce que l'on obtient en ajoutant, par exemple, une petite quantité de base ou d'acide, les propriétés de l'albumine deviennent de plus en plus analogues à celles des suspensoïdes. J'indique ces quelques faits, car il sera curieux de constater plus tard que les albumines vivantes sont encore bien plus instables que les albumines inertes ; elles se rapprocheraient, par conséquent, davantage des suspensoïdes.

Je me borne à rappeler les principaux faits. La théorie de la coagulation des albuminoïdes par les sels des métaux lourds n'est pas encore établie. Il semble bien difficile de dire actuellement à quoi est due la coagulation des matières albuminoïdes, et jusqu'à quel point il faut faire intervenir dans le

versible, contrairement à ce qu'indique Galeotti (*Zeitschr. f. physiolog. Chemie*, t. 40, p. 492, 1903-1904).

(1) Höber, *Pflüg. Arch.*, t. CI, p. 607 et t. CII, p. 195, 1904. — Billitzer, *Zeitschr. f. physik. Chem.*, t, LI, p. 155, 1905.

(2) Récemment Traube, Mengarini et Scala (*Bioch. Zeitschr.*, 24 mai 1909) ont considéré que dans la coagulation des albuminoïdes par les sels des métaux lourds il se forme des composés bien définis entre le sel et l'albumine.

processus de la coagulation les actions électriques et les actions purement chimiques (1).

Protoplasme. — Quelles sont maintenant les propriétés du protoplasme qui peuvent nous servir dans l'étude de la toxicité ?

État physique. — Le protoplasme est principalement une solution colloïdale d'albumines ; la surface extérieure est revêtue d'une membrane appelée membrane protoplasmique comparable à une couche extérieure coagulée. C'est ce qu'on appelle un *gel*. L'importance de la membrane protoplasmique a été souvent discutée et, au fond, on ne sait pas encore bien si ses propriétés sont très différentes des propriétés du reste du protoplasme.

Les solutions formant la matière vivante sont, par le fait même qu'elles sont de nature albuminoïde, analogues à des émulsoïdes, mais il existe déjà, au point de vue physique, certaines différences.

D'abord, elles contiennent une bien plus grande proportion de sels que n'en contiennent ordinairement les albumines inertes et surtout les suspensoïdes. Ce n'est pas un cas fortuit, car cette grande quantité d'électrolytes, de nature donnée, est nécessaire à leur stabilité ; je reviendrai en détail sur ce fait. Il est vraisemblable que les solutions colloïdales formant le milieu vivant sont, de plus, électriquement neutres, malgré l'abondance des sels qu'elles contiennent.

Coagulation. — Étudions le protoplasme au point de vue de sa coagulation.

Quels sont d'abord les rapports entre la mort de la cellule et la coagulation que l'on peut observer à l'ultra-microscope? Certains auteurs prétendent que les deux phénomènes sont concomitants : cependant le fait n'est pas certain. Quoi qu'il en soit, même s'il n'existe pas une simultanéité absolue entre le phénomène de mort et le phénomène de coagulation du protoplasme, nous pouvons admettre que ces phénomènes se suivent cependant d'assez près.

Au point de vue de la coagulation, quelques propriétés

(1) Pauli, *Hofm. Beiträge*, VII. 1906, p. 541.

sont communes aux albumines inertes et au protoplasme. Ils sont tous les deux coagulables par la chaleur et par un certain nombre de sels.

Bien qu'ayant une composition analogue, il existe des différences importantes entre les propriétés du protoplasme et les propriétés des albumines inertes.

Certaines propriétés semblent assez spéciales au protoplasme.

Pour que la stabilité des albumines constituant le protoplasme existe, il faut qu'il se produise dans le milieu vivant un certain nombre de changements, des échanges de substance, etc. ; l'on sait, d'ailleurs, qu'il n'y a pas de vie de la cellule possible sans changements. La coagulation se produit spontanément justement quand ces échanges ne peuvent avoir lieu, ou lorsque les cellules sont âgées.

Un certain nombre de sels qui ne coagulent pas l'albumine coagulent le protoplasme. Enfin, une particularité curieuse est que le protoplasme est coagulable par des actions mécaniques ; c'est d'ailleurs le seul émulsoïde connu actuellement qui soit dans ce cas.

On voit donc que les solutions albuminoïdes composant le protoplasme sont bien plus instables que les solutions albuminoïdes inertes.

*
* *

Certains essais ont été faits dernièrement en vue de rechercher des systèmes physiques possédant les mêmes propriétés, au point de vue de leur stabilité, que le protoplasme.

Tout dernièrement Fischer (1) a donné une conception ingénieuse de l'état physique des solutions colloïdales du protoplasme. Il le compare à un hydrosol de silice partiellement déshydraté ; une telle solution est devenue particulièrement instable. L'ayant étudiée au point de vue de sa coagulation par le froid, il a constaté de grandes analogies entre le phénomène de coagulation du protoplasme sous l'influence des basses températures et les phénomènes de coagulation de la silice sous cet état particulier.

(1) H.-W. Fischer, *Beiträge z. Biol. d. Pfl.*, p. 133, t. X, 1911.

Lepeschkine (3), qui a repris dernièrement la coagulation des albuminoïdes par les actions mécaniques, a donné de même certains exemples de différents états physiques colloïdaux qui seraient coagulables sous des actions analogues.

Somme toute, il est difficile, bien plus encore que pour les solutions albuminoïdes, de savoir, lors de la coagulation du protoplasme, quel est le rôle intime des différents agents dans le phénomène observé. La coagulation peut être due, en effet, soit à des actions physiques, soit à des actions chimiques, soit encore à des chocs ou à des phénomènes mécaniques analogues.

Quoi qu'il en soit, le protoplasme peut être défini comme une solution albuminoïde extrêmement instable. Avant de nous occuper de l'action des sels sur cet état physique, nous examinerons plus particulièrement les propriétés des sels dans les solutions.

II. — PROPRIÉTÉS GÉNÉRALES DES SELS DISSOUS ENVISAGÉS AU POINT DE VUE DE LEUR MODE D'ACTION POSSIBLE SUR LE PROTOPLASME.

J'ai l'intention de m'occuper ici uniquement des propriétés des sels dissous qui peuvent présenter un intérêt au sujet de l'action de ces sels sur le protoplasme.

Les molécules ou les ions des corps dissous possèdent un certain nombre de propriétés physiques particulières qui ont été souvent envisagées lors de l'étude des phénomènes de toxicité. J'anticiperai un peu sur les explications qui vont suivre en disant que ce qui importe pour la connaissance de l'action toxique d'un sel, ce ne sont pas les caractères de la molécule elle-même, mais les propriétés de ses radicaux : en d'autres termes, la toxicité serait une propriété additive de l'anion et du cathion du sel employé. La dissociation n'a peut-être pas la grande influence qu'on lui attribue quelquefois.

Poids atomique. Volume moléculaire, etc. — Le poids atomique des différents radicaux (dans le cas où ces radicaux sont simples) a été souvent envisagé comme ayant une grande

(2) Lepeschkin, *Bericht. d. deutch. Bot. Gesell.*, p. 91, t. XXVIII, 1910.

importance au point de vue de la toxicité. En fait, il n'y a pas de relation bien fixe, puisque, par exemple, le strontium, qui a un poids atomique de 87, n'est pas toxique, tandis que le fer, qui a un poids atomique de 55, l'est extrêmement. Cependant, en thèse générale, tous les corps à poids atomique très élevé rendent la molécule toxique et, dans une même série, les corps à poids atomiques élevés sont plus toxiques que les autres.

Mathews (1) a envisagé aussi le volume atomique, et montré qu'il n'avait pas d'influence. En divisant l'équivalent chimique du corps par le volume atomique, cet auteur a pu grouper les corps dans un ordre qui se rapproche assez de leur ordre de toxicité. Cependant il y a encore ici de nombreuses exceptions.

La densité des radicaux simples du corps à l'état solide n'a pas encore été envisagée, que je sache; nous verrons les résultats que nous pourrons en tirer au point de vue de la prévision de la toxicité des sels.

D'après les résultats obtenus jusqu'ici par de nombreux auteurs nous ne pouvons établir une certaine relation entre le poids atomique ou moléculaire et la toxicité, que dans le cas où les radicaux considérés ne sont formés que d'une seule espèce chimique. Le poids moléculaire d'un radical complexe ne peut fournir aucune indication; je m'occuperai donc principalement des radicaux simples.

Il y a un grand nombre d'autres grandeurs dont l'existence est seulement entrevue actuellement, sans qu'on puisse encore se proposer de faire des mesures bien exactes.

1° Le volume moléculaire véritable n'est pas connu;

2° On ne connaît pas non plus la nature du mouvement des molécules des corps dissous.

On suppose seulement, d'après les données théoriques dérivées de l'assimilation des solutions aux gaz, que ce mouvement existe. D'autre part, certaines observations, comme celle du mouvement brownien par exemple, font supposer que c'est le choc des molécules qui produit le mouvement des particules observé au microscope (2).

(1) Mathews, *Am. journ. of. physiol*, p. 290, t. X, 1904.

(2) Il résulte de nombreux travaux que le mouvement brownien a pour cause immédiate le mouvement des molécules.

Il est difficile de dire quels peuvent être les effets de la grosseur des molécules ou de la nature de leur mouvement propre sur l'action toxique qu'exercent les sels vis-à-vis du protoplasme. Mais il n'y a aucune raison pour supposer que ces actions soient négligeables.

La théorie cinétique des gaz appliquée aux solutions, on commence à s'en apercevoir actuellement, a le défaut de trop simplifier les choses; ce qui est important dans un liquide, ce sont les réactions diverses des sels dissous vis-à-vis du solvant, c'est-à-dire les actions moléculaires. Ces actions se traduisent à nous par les variations de la tension superficielle par exemple, mais nous ne connaissons pas leur nature intime.

Il est cependant vraisemblable que c'est à des phénomènes extrêmement complexes, où la grosseur, les mouvements, la forme, etc. des molécules jouent le rôle prépondérant, qu'il faut rapporter l'origine des principales propriétés des corps dissous. Traube (1) a essayé, notamment dans ces dernières années, de baser une théorie de la pénétration des sels dans le protoplasme sur les variations de la tension superficielle. Il a d'ailleurs repris certaines vues antérieures de Jager (2) et de Moore (3). J'y reviendrai d'ailleurs plus tard.

Dissociation. — Passons maintenant à l'étude des propriétés qui ont une action sinon plus manifeste, du moins plus connue sur la toxicité. On sait que de nombreux faits, fournis par l'étude de la conductivité des solutions, par l'étude de la pression osmotique, etc., ont fait admettre comme probable que les sels se trouvaient plus ou moins dissociés lorsqu'ils étaient mis en solution dans l'eau. On a très rapidement entrevu l'importance de cette conception, au point de vue de l'explication d'un grand nombre de phénomènes biologiques; on est même allé certainement un peu trop loin dans cette voie lorsque, par exemple, on a voulu voir, à toute force, une proportionnalité entre le nombre de molécules dissociées d'un

(1) Traube, 1910, *Bioch. Zeitchr.*, t. XXIV, 323, p. 229. — *Pflüg. Archiv.*, 1910, t. CXXXII, p. 511.

(2) Jager, *Sitzungsberichte Wien. Akad.*, t. C, IIa, p. 493, 1891.

(3) Moore, *Philos. Mag.*, t. XXXVIII, p. 279, 1894.

sel et son action toxique (1). Divers auteurs, en particulier Le Renard (2) se sont élevés contre cette manière de voir.

La toxicité est une propriété additive de l'anion et du cathion. — Au point de vue des phénomènes de toxicité, la conception de la *dissociabilité* est cependant tout à fait utile à considérer; il résulte, en effet, d'un certain nombre d'expériences que la toxicité d'un sel est au moins approximativement une propriété additive des radicaux acide et basique de ce sel (3).

Par contre, pour un corps qui ne serait pas dissociable, il serait bien plus difficile de déduire sa toxicité de la toxicité des éléments qui le composent. Il va de soi que l'action toxique d'un ion complexe ne pourrait non plus être déduite de sa composition chimique.

Il s'ensuit, somme toute, que, dans un sel, l'individualité chimique et physique de certains groupements est bien plus respectée que dans un corps complexe non dissociable. Je répète que ce qui importe, au point de vue de la toxicité, est non que le corps soit ou non dissocié, mais que les propriétés des parties qui le composent restent distinctes dans la molécule.

Il n'est pas du tout certain, comme le montrent un grand nombre d'expériences, que la dissociation effective de la molécule ait une grande importance sur l'action toxique.

J'énonce ici les choses plus clairement qu'elles ne devraient être énoncées si on s'en rapportait uniquement aux résultats actuellement connus. Il existe, en effet, un certain nombre de corps dissociables, je veux parler des acides et des bases, qui contrediraient les affirmations précédentes. En effet, pour eux, la toxicité devrait être une propriété additive des radicaux acides et basiques, c'est-à-dire, pour l'acide sulfurique par exemple, une propriété additive de SO^4 et de H; comme SO^4 n'est pas toxique, c'est à H que l'on devrait attribuer la toxicité de l'acide. Or celui-ci n'est pas toxique dans un grand nombre de composés, par exemple dans le phosphate acide de potasse.

D'ailleurs, je pense pouvoir élucider ce cas particulier en

(1) Dreser, *Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol.*, p. 32, 1893. — Kahlenberg, True, *Bot. gaz.* 1896. — Paul et Krönig, *Zeit. f. phys. Chem.*, t. XXI, 1896, etc.

(2) Le Renard, A. — Essai sur la valeur antitoxique de l'aliment complet et incomplet (*Journal de Botanique*, 1907 et 1908).

(3) Mathews, *loc. cit.*

montrant qu'il s'agit ici d'une action chimique de la molécule de l'acide elle-même et qu'il n'y a pas à parler des propriétés des ions.

Charge des ions. — Certaines autres propriétés sont encore nécessaires à considérer. On sait actuellement que la molécule d'un corps dissous peut être regardée comme possédant une charge positive et une charge négative qui se compensent : lors de la dissociation de la molécule de NaCl, par exemple, le cathion (radical basique) possède une charge positive et l'anion (radical acide) une charge négative.

Ce fait a une grande influence au point de vue de la coagulation des colloïdes en général, comme nous l'avons vu, et peut-être aussi au point de vue de la coagulation de l'albumine et du protoplasme.

Chaleur de formation. — La chaleur de formation d'un sel a été envisagée par Mathews (1) comme pouvant avoir une influence indirecte sur sa toxicité. Plus la chaleur de formation d'un sel serait faible, plus sa décomposition serait facile et plus, par conséquent, il aurait de facilité à céder la charge de ses ions aux particules colloïdales du protoplasme, ce qui devrait amener la coagulation. Ces vues, d'ailleurs peu admissibles car elles supposent la mise en liberté de certains radicaux à l'état libre, ont du reste été combattues par Raymond H. Pond (2).

Diverses actions chimiques ont été envisagées en outre. J'en parlerai en traitant de l'action des sels sur le protoplasme.

III. — ACTION DES SELS SUR LE PROTOPLASME

Je ne me suis occupé précédemment que des propriétés des sels et des propriétés du protoplasme. Nous avons vu qu'en général il est possible d'échafauder une théorie de la toxicité, soit sur une propriété des sels, soit sur une propriété des

(1) Mathews, *loc. cit.*

(2) Raymond H. Pond, Solution, Tension and Toxicity in lipolysis, *Contrib. from the New York botanical Garden*, 1907, n° 94 et *Am. journal of physiology*, vol. XIV, 1907, n° 2, p. 259-283.

matières colloïdales. Ces théories sont incapables de nous fournir des explications générales au point de vue du mode d'action des corps toxiques sur la cellule. Ce qui aura pour nous un plus grand intérêt, ce seront les considérations découlant de la connaissance du mode d'action des sels sur le protoplasme lui-même.

Action toxique. — La première question à envisager est évidemment de savoir si le sel tue ou non le protoplasme et comment il le tue. On sait qu'à une concentration donnée, tous les sels peuvent être toxiques ; on suppose généralement que pour de très faibles concentrations, ils peuvent tous perdre leur toxicité ; c'est d'ailleurs une idée inexacte comme je le montrerai ultérieurement.

On sait de plus que la toxicité peut être lente ou relativement brusque, c'est-à-dire qu'il peut se produire des actions complexes qui amènent la mort du protoplasme, somme toute par une réaction indirecte, tandis que la toxicité peut être due à l'action du sel lui-même sur le protoplasme. On a prétendu ainsi que la toxicité pouvait être due :

1° A des phénomènes d'oxydation et de réduction ;

2° A des phénomènes chimiques véritables, comme la combinaison des sels des métaux lourds au protoplasme (1).

Loew (2) fait des distinctions analogues en divisant les poisons en poisons chimiques et en poisons catalytiques.

Un certain nombre d'autres propriétés, qui sont cette fois les propriétés, assez récemment découvertes, des sels vis-à-vis des solutions colloïdales, sont venues apporter une nouvelle contribution à l'explication des phénomènes toxiques.

J'ai déjà dit qu'une certaine quantité de sel était nécessaire à la stabilité des albumines vivantes ; d'après Lœb (3), il faut un mélange en certaines proportions d'ions monovalents et bivalents. Le même auteur a pu montrer que des solutions de

(1) Devaux, *C.R. Ac. Sc.*, t. CXXXII, 1901. — Bokorny, *Pflug. Archiv*, 110, 1905, p. 174, Nochmals über die Wirkung stark verdunnter Losüngen auflebende Zellen. — Bokorny, Quantitative Wirkung der Gifte, *Pflug. Arch.*, t. 111, 1900, p. 341.

(2) Lœw, *Gift Wirkung*, 1893, p. 36. — Kunkel, *Handbuch der Toxikol.*, 1890, p. 118.

(3) Lœb, *Pflüg. Arch.* Bd. LXXXVIII, p. 68, 1901. — Lœb und W. J. Gies, *Ibid*, Bd XCIII, p. 246, 1902. — Lœb, *Ibid*, Bd. XCVII, p. 394, 1903.

chlorure de sodium qui ne possèdent que des ions monovalents sont incapables d'assurer la vie de certains organismes inférieurs s'ils sont présentés seuls. Leur pouvoir toxique peut être diminué par l'adjonction d'un sel à cathion bivalent, le chlorure de calcium par exemple. Ici, comme on le remarquera, il s'agit d'un cas particulier. Les sels de sodium pourront pénétrer en grande quantité, et pendant un temps relativement grand, dans un grand nombre de cellules sans être aucunement toxiques. C'est vraisemblablement parce que celles-ci contiennent déjà dans leur liquide cellulaire des sels en quantité suffisante et dont la nature assure la stabilité des albumines. C'est d'ailleurs dans le cas de cellules ayant ces caractères que je me placerai.

*
* *

Que résulte-t-il de tous les faits que nous avons examinés jusqu'ici ? Le fait que la toxicité semble une propriété additive de l'anion et du cathion, que nous rendrons plus clair lorsque nous aurons élucidé la nature particulière de l'action toxique des acides et des bases sur le protoplasme, ne nous donne pas d'indications sur la nature intime de la toxicité. Il est aisé de voir qu'il est impossible, d'après l'exposé précédent, de baser les idées que nous pouvons avoir au sujet de la nature de l'action toxique sur un seul caractère, d'autant plus qu'il existe, même à première vue, de grandes différences dans le mode d'action des différents sels, puisqu'on a pu, par exemple, distinguer (1) : 1° une toxicité lente due à des réactions secondaires ; 2° une toxicité brusque due à l'action du sel sur le protoplasme.

Il est évident, d'ailleurs, qu'il peut exister des intermédiaires entre ces deux cas. J'envisagerai ici principalement la toxicité brusque, où il ne semble pas pouvoir être question d'action secondaire du sel employé soit sur les diastases, soit sur les phénomènes de nutrition.

Même en se plaçant uniquement au point de vue de la toxicité brusque, et en admettant que la coagulation et la mort du pro-

(1) Lœw, *loc. cit.*

toplasme soient simultanés il est impossible de prétendre expliquer la toxicité d'un sel par son action sur les *albumines inertes*, puisque la nature de la coagulation n'est pas connue. (Je montrerai toutefois que tout sel qui coagule l'albumine est toxique. Cependant, comme certains sels toxiques ne coagulent pas l'albumine, il sera impossible de tirer de ceci aucune règle générale.)

Nous verrons, de plus, que les sels qui coagulent le *protoplasme*, du moins lorsqu'ils sont employés à une forte concentration, sont très généralement toxiques, mais comme le phénomène de coagulation du protoplasme est un phénomène extrêmement complexe, qui peut tenir aussi bien à des actions électriques qu'à des actions chimiques ou à des actions mécaniques, ces phénomènes ne nous apprendront rien sur la nature intime de la toxicité des sels.

La nature de la coagulation des albumines et du protoplasme étant inconnue, quelles sont donc les propriétés qui peuvent nous guider dans ces recherches sur la nature de l'action toxique ? Ce seront toujours les propriétés intimes du sel vis-à-vis du protoplasme. L'une de ces propriétés, la plus importante, est de savoir si le sel pénètre ou non dans le protoplasme. Il faudra connaître aussi la nature de la pénétration, puis envisager en détail la coagulation du protoplasme, ses rapports avec la coagulation des solutions albuminoïdes inertes et la marche intime de l'action toxique.

C'est donc sur des considérations analogues, en nous basant principalement sur le mode d'action des sels sur le protoplasme, et non sur des propriétés, prises au hasard, des solutions colloïdales et des sels, que nous pourrons vraisemblablement baser nos idées sur la nature de l'action toxique.

CHAPITRE DEUXIÈME

RECHERCHES EXPÉRIMENTALES

GÉNÉRALITÉS

Mes expériences se rapporteront principalement :

1° A la pénétration des sels dans le protoplasme. Par une nouvelle méthode je rechercherai quels sont les sels qui pénètrent dans le protoplasma. Je montrerai de plus qu'une confusion a presque toujours été faite lors de la comparaison des membranes artificielles et de la membrane protoplasmique. La perméabilité de cette dernière varie en effet de façon considérable avec la concentration (1), de sorte que nous avons deux phénomènes d'ordre tout à fait différent lorsque nous envisageons la pénétration d'un sel à une faible ou à une forte concentration. J'établirai aussi quelques différences entre le protoplasme vivant et le protoplasme mort.

2° Je m'occuperai ensuite de l'action des sels sur le protoplasme lui-même, en me demandant tout d'abord en quoi consiste au juste la coagulation du protoplasme et quel rapport peut exister entre celle-ci et la mort de la cellule. Puis, je chercherai en quoi la coagulation du protoplasme diffère de la coagulation d'une solution albuminoïde.

3° J'étudierai en dernier lieu l'action toxique des sels sur la cellule ; je serai amené non à rechercher la limite de la toxicité d'une solution, ce qui a d'ailleurs été fait un très grand nombre de fois, mais au contraire à essayer de suivre, d'aussi près que possible, le mode d'action du corps toxique.

(1) La perméabilité des membranes inertes ne semble pas changer de nature avec la concentration; certains auteurs prétendent qu'il en est de même pour la membrane protoplasmique. Lepeschkin, *Bericht. d. d. bot. Gesell.*, 1909, XXVII, p. 129.

On considère, en effet, que dans la toxicité, il y a à tenir compte d'un certain nombre de facteurs, par exemple de la concentration, de l'influence de la quantité de substance toxique offerte. Je me préoccuperai plus spécialement de la vitesse de l'action des sels, en recherchant le temps au bout duquel une solution est toxique vis-à-vis d'une cellule. J'arriverai ainsi à construire des courbes qui représenteront, d'une façon assez claire, le mode d'action particulier à chaque groupe de sels.

I

RECHERCHES SUR LA PÉNÉTRATION DES SELS DANS LE PROTOPLASME

Comme je l'ai déjà dit, il est nécessaire, avant de chercher à préciser la nature de l'action toxique, de connaître le mode de pénétration des sels dans le protoplasme. L'étude de la pénétration des sels dans la membrane protoplasmique ou dans le protoplasme lui-même a des rapports étroits avec la physique théorique. Les conclusions relatives aux membranes inertes, telles que les membranes de ferrocyanure, ont en effet été très souvent appliquées, du moins dans leur généralité, à la membrane protoplasmique et au protoplasme. Le phénomène de la pénétration, par exemple, est actuellement regardé comme de même nature, c'est-à-dire comme dû à la solubilité du sel dans les constituants de la membrane, dans l'un et l'autre cas.

I. *État actuel de la question d'après les données expérimentales.*

Quels sont les faits connus relatifs à la pénétration des sels dans la cellule vivante (1). Chaque méthode nous ayant fourni un groupe de résultats particuliers et souvent, il faut bien le dire, en contradiction avec les résultats obtenus avec une autre façon d'opérer, ce sont les résultats relatifs à chacune de ces méthodes que j'exposerai tout d'abord.

a. *Méthode plasmolytique.* — La méthode la plus employée a certainement été la méthode plasmolytique due à de Vries. Au point de vue des sels alcalins et alcalino-terreux, avec lesquels on provoque d'ordinaire la plasmolyse, on était arrivé à conclure que ceux-ci ne traversaient pas le protoplasme vivant puisqu'ils provoquaient une plasmolyse durable. Ayant reconnu par des procédés différents (2) que ces mêmes sels

(1) Le protoplasme mort et coagulé devient, on le sait, extrêmement perméable pour tous les sels dissous (il ne peut plus être comparé à une membrane plus ou moins perméable). Il semble ne plus être qu'une substance spongieuse qui n'offre que peu ou pas de résistance au passage de l'eau et des corps dissous.

(2) Janse, *Bot. Centralblatt*, t. VIII, 1887, n° 40. — Van Rysselberghe, *Mém. publ. Ac. R. de Belgique*, 58, 1899.

pénétraient tout de même dans la cellule, on est arrivé, par la méthode plasmolytique elle-même, à prévoir (1), ou du moins à penser prévoir, la quantité de sel ayant pénétré dans le protoplasme, avec une formule tirée de la différence de concentration limite que doit avoir le sel pour plasmolyser une cellule, et la concentration plus faible qu'il devrait avoir s'il ne pénétrait pas dans son intérieur. Je ne pense pas qu'il faille se baser sur les résultats obtenus par cette méthode et par des méthodes analogues, qui supposent en effet la similitude absolue d'une cellule vivante et d'une cellule de ferrocyanure par exemple, ce qui n'est évidemment qu'une hypothèse.

b. *Dosage d'organes ayant absorbé les solutions salines envisagées.* — Cette autre méthode a été employée principalement par Nathansohn (2), qui a déduit la quantité de substances ayant pénétré dans la cellule, de la concentration de l'extrait aqueux qu'il pouvait retirer d'un organe ayant plongé un temps plus ou moins long dans les solutions à étudier. Il faut, bien entendu, tenir compte ici de la quantité de substance qui se trouve répandue dans les méats entre les cellules, dans les membranes cellulosiques, et qui, par conséquent, n'a pas pénétré dans le protoplasme. Les résultats ont été extrêmement nets; il est certain que l'on doit considérer que les sels alcalins et alcalino-terreux pénètrent aisément dans le protoplasme lorsqu'on les emploie à des concentrations inférieures à la concentration plasmolysante.

c. *Observation directe.* — L'observation directe a été souvent employée pour reconnaître si un sel pénétrait ou non dans le protoplasme. Les résultats fournis par ces recherches sont d'accord avec les résultats précédents. Il est absolument certain, comme le montre la recherche microchimique, que les azotates et les chlorures des métaux alcalins et alcalino-terreux se retrouvent en abondance dans le protoplasme de cellules qui ont été immergées un temps plus ou moins long dans ces solutions. Je citerai principalement les recherches de Janse, van Rysselberghe, etc.

(1) Lepeschkin, *Ber, d. d. Bot. Gesell.*, t. XXIV, p. 207, 1908.

(2) Nathansohn, Die Bedeutung des Verteilungs Princips für die Vorgänge der Stoffaufnahme. — Ber. *d. d. Bot. Gesell*, t. XXII, 1905, p. 556.

Quelques idées fausses ont été données au sujet de la pénétration des sels des métaux lourds, par l'observation des sortes de phénomènes de teinture que ces sels exercent vis-à-vis du protoplasme mort. L'observation superficielle tendrait donc à prouver que ces substances se diffusent dans le protoplasme vivant tandis qu'elles ne pénètrent que dans le protoplasme mort. J'en ai donné une preuve dans une publication antérieure.

*
* *

Comme nous venons de le voir, les résultats basés uniquement sur les expériences sont peu nombreux ; en dehors de a pénétration des sels alcalins et alcalino-terreux, qui est certaine pour des concentrations non plasmolysantes, la pénétration des sels des métaux lourds ou des autres substances minérales est, somme toute, complètement inconnue, du moins au point de vue expérimental. On admet d'ordinaire aussi que la perméabilité de la membrane protoplasmique ne change pas de nature avec la concentration ; c'est, d'ailleurs une idée inexacte, comme je le montrerai plus loin.

Si, maintenant, nous passons des faits aux théories, nous verrons qu'un grand nombre de théories basées sur un petit nombre d'expériences ont prétendu expliquer successivement la pénétration des sels dans le protoplasme. Cette étude n'ayant pas été, à vrai dire, séparée, au point de vue théorique, de la pénétration des sels à travers les membranes inertes, je serai obligé de les étudier simultanément.

II. *Considérations théoriques sur la pénétration des sels à travers les membranes.*

Bien que n'ayant pas l'intention d'étudier les membranes en général, je serai obligé, au point de vue de l'étude de la membrane vivante, de rappeler les principales théories qui ont été faites pour expliquer leur perméabilité relative pour les différents sels. En effet, les conclusions relatives aux membranes inertes ont été appliquées toujours dans leur ensemble, et souvent évidemment sans discernement, à la membrane vivante.

Il est tout d'abord nécessaire de rappeler la constitution intime des membranes telle qu'on l'envisage aujourd'hui ; l'observation ultra-miscroscopique a d'ailleurs montré le bien-fondé de ces vues qui primitivement avaient été basées simplement sur des hypothèses, je veux parler de la constitution micellaire de la membrane.

Les parties constitutives de ces membranes, ou *micelles*, ne sont pas juxtaposées mais laissent entre elles de fins intervalles ; il est évident que la pénétration d'un sel peut se faire soit par les intervalles eux-mêmes, soit par la substance même des micelles.

Contrairement aux idées de M. Traube (1865) qui admettait que les molécules filtraient en quelque sorte à travers la paroi, c'est-à-dire passaient uniquement par les intervalles micellaires, la théorie actuelle n'envisage que la pénétration du sel à travers la substance même des micelles, de sorte que c'est, somme toute, la solubilité des substances dans la paroi qui détermine leur passage à travers celle-ci. Cette théorie a été soutenue notamment par Tammann, Nernst, Walden (1). Tout récemment encore, Flusin (2), en se plaçant principalement d'ailleurs au point de vue de la direction de l'osmose, envisage aussi que ce sont les phénomènes de solubilité qui déterminent la pénétration ou la non-pénétration d'un sel à travers une membrane.

Si l'on considère le sel comme soluble dans la membrane, il s'ensuit immédiatement qu'on doit parler de coefficient de partage entre le solvant et le protoplasme. Ce coefficient de partage a naturellement été envisagé par les auteurs. Les physiologistes, comme Overton (3), qui se sont occupés de cette question, ont été conduits à admettre, pour expliquer la pénétration des sels dans le protoplasme, que la membrane extérieure de ce protoplasme était formée de lipoïdes ; de la plus ou moins grande solubilité des substances dans ces corps dépendrait leur pénétration dans le protoplasme. Il s'agit donc

(1) Tammann, *Zeitsch. f. Physik Chemie*, n° 10, p. 255, 1892. — Walden, *Zeitsch. f. Physik Chemie*, n° 10, p. 699, 1892.

(2) Flusin, *Thèse Paris*; Grenoble, 1907.

(3) Overton, *Viertel Jahrb. d. Naturl. Gesellsch. Zurich*, 1895 ; *Jahrb f. wiss. Bot.*, n° 34, p. 669, 1900.

bien ici d'un coefficient de partage entre un corps de nature lipoïdique d'une part et l'eau d'autre part. Nathansohn a d'abord plus ou moins modifié cette théorie en admettant qu'à côté des particules de nature lipoïdique se trouveraient des particules protoplasmiques, qui joueraient un rôle dans l'absorption de l'eau et des sels, mais cet auteur a peu à peu abandonné ces vues théoriques et dans un ouvrage paru récemment (1) il admet que la pénétration des sels dans la cellule est bien due, en partie, aux propriétés que la membrane possède en raison de sa teneur en lipoïdes, mais qu'en outre, les propriétés spéciales du protoplasme ont vraisemblablement une influence prépondérante. Dans ces dernières années, Ruhland (2) a combattu la théorie d'Overton, en montrant que des colorants, insolubles dans les lipoïdes, traversaient aisément la membrane protoplasmique, et que d'autres, solubles dans les lipoïdes, ne traversaient pas cette membrane.

Comme je l'ai dit, on commence à faire intervenir actuellement, dans l'étude des phénomènes de pénétration à travers les membranes, les relations qui existent entre le solvant et le corps dissous.

I. Traube (3) a récemment développé un certain nombre de vues basées sur la tension superficielle. Le principe de la théorie réside en ceci : plus un corps abaisse la tension superficielle d'un liquide, plus son affinité moléculaire pour ce liquide est faible et, par conséquent, plus il aura de facilité à pénétrer soit dans une membrane, soit dans le protoplasme ou en général, pour employer le terme physique, plus il aura de facilité à pénétrer dans une deuxième phase solide ou liquide se trouvant dans la solution. Les résultats de cet auteur concorderaient avec ceux d'Overton sur la nature lipoïdique de la membrane protoplasmique. Comme les sels minéraux élèvent la tension superficielle de l'eau, on voit que cette théorie ne peut nous être d'aucun secours pour déterminer leur pénétration respective dans le protoplasme. Cela ne

(1) Nathansohn, *Stoffwechsel der Pflanzen*, Leipzig, 1911.

(2) Ruhland W., Beiträge zur Kenntnis der Permeabilität der Plasmahaut. *Jahrb. wiss. Bot.* Heft I, 1908, p. 1-54.

(3) Traube, *loc. cit.*

veut pas dire, bien entendu, que la théorie de Traube ne soit pas fondée, mais la pénétration des sels minéraux pourrait être due à une tout autre cause, qui modifierait ainsi la pénétration qu'ils auraient pu avoir si l'abaissement ou l'élévation de tension superficielle avaient été seuls en cause. Relativement à la perméabilité des téguments des grains d'orge, des vues analogues ont été développées par Brown (1), puis par Armstrong (2).

Des considérations expérimentales, et par conséquent plus intéressantes, ont été récemment énoncées par Béchold et Ziegler (3) qui ont montré que tout ce qui modifiait l'élasticité des gels modifiait aussi leur perméabilité. Selon P. Girard (4) certains phénomènes de polarisation de la membrane auraient aussi une grande importance.

C'est évidemment en s'appuyant sur des expériences analogues, et non en basant de nouvelles théories sur des faits déjà connus et surtout sur des faits problématiques, que l'on arrivera à résoudre cette question évidemment si complexe, et cependant si intéressante au point de vue biologique, de la perméabilité des membranes.

*
* *

Que faut-il retenir de l'ensemble de ces faits et de ces théories ? Nous voyons nettement que notre connaissance des phénomènes de perméabilité des membranes est très succincte. Voici cependant ce que l'on peut résumer d'essentiel d'après les théories classiques actuelles :

1° Les faits relatifs aux membranes artificielles montrent que, de façon générale, la faculté qu'a un sel de traverser une membrane est une propriété additive de son anion et de son cathion (5). Il n'y a donc pas lieu de s'occuper de la molécule

(1) Brown, On the existence of a semipermeable membran enclosing the seeds of some of the Gramineæ (*Ann. of Botany*, janv. 1907).

(2) Armstrong, *Proceedings Royal Society*, Sér. B, vol. LXXX, p. 94.

(3) Béchold et Ziégler, *Zeit. Phys. Chemie*, 56, p. 105, 1906.

(4) P. Girard, *Rev. gén. Sc.*, 1909, XX, p. 694 et *id.* XXII, 1911, p. 234.

(5) Ceci n'est cependant pas absolu. Il existe certains cas où une membrane peut être perméable à deux sels contenant deux radicaux, qui unis entre eux forment un troisième sel qui ne traverse pas la membrane.

Il ne s'agit pas bien entendu de la perméabilité élective pour les ions; à moins d'une double décomposition, l'anion et le cathion d'un sel pénètrent sensiblement en quantité normale.

elle-même du sel envisagé, mais uniquement des propriétés de ses radicaux. L'étude du protoplasme me donnera des faits analogues.

2° La perméabilité d'une membrane dépend en premier lieu, ce qui est bien naturel, de la pénétration du sel dans celle-ci. La solubilité aurait un grand rôle dans le passage des sels. J'ai assez insisté sur cette théorie pour n'avoir pas à y revenir. Il est évident, en outre, que la diffusibilité du sel aura aussi son importance et que les phénomènes d'absorption du sel par la paroi, ainsi que les combinaisons chimiques, pourront aussi avoir une grande influence sur le passage des substances à travers cette paroi. Il est évident, par exemple, qu'un sel qui s'unirait intimement et en grande abondance à une paroi verrait évidemment sa diffusion retardée par ce fait. C'est ainsi qu'un sel de fer ne traverse une membrane formée d'une vessie de porc, que lorsqu'il est employé en forte concentration.

Indépendamment de ces idées classiques, et indépendamment aussi des idées de I. Traube sur l'importance de la tension superficielle, il me semble qu'il serait exagéré de baser uniquement, ou du moins presque uniquement, comme on le fait, la perméabilité des membranes sur des questions de solubilité. Il est bien entendu que le poids moléculaire d'un sel ou la complexité de ses radicaux ne sont pour rien dans le passage de ce sel à travers une membrane : des exemples extrêmement nombreux ont été donnés à propos de ces faits. Mais il est cependant remarquable de constater que la plupart des membranes inertes, bien que possédant une constitution chimique différente, ont une perméabilité assez analogue. C'est, de plus, un fait bien connu que les sels formés de radicaux simples ayant un poids atomique très élevé ne traversent pas les membranes. Or, au point de vue de la solubilité, on n'a aucune raison de soupçonner que leur solubilité dans la membrane doive être très petite. Il est possible et même probable que le phénomène de solubilité a un rôle important vis-à vis principalement de certaines matières organiques, les colorants en particulier, qui, bien que possédant un poids moléculaire souvent considérable, traversent cependant aisément les membranes. Mais il faut bien se garder de généraliser.

En résumé, il me semble que, même avec les données actuelles, l'on s'est trop avancé lorsqu'on a prétendu que les intervalles entre les micelles n'avaient aucune influence au point de vue de la perméabilité des membranes. Il me semble d'ailleurs peu probable que l'on puisse baser simplement sur la solubilité dans les matériaux constituant la membrane, la théorie d'un phénomène aussi complexe.

Il ne faut pas perdre de vue, non plus, que la constitution physique des membranes inertes et du protoplasme ne sont peut-être pas comparables, les premiers sont des *gels*, le protoplasme est un *hydrosol*, protégé (?) par un gel. Si la pénétration d'un sel dans le protoplasme n'est pas réglée par les propriétés de sa couche extérieure mais par les propriétés de la masse protoplasmique, il y aura lieu de ne comparer qu'avec la plus grande réserve la perméabilité du protoplasme (hydrosol) à la perméabilité d'une membrane inerte (hydrogel).

EXPÉRIENCES SUR LA PÉNÉTRATION DES SELS DANS LE PROTOPLASME

Les expériences qui suivent m'ayant montré que les phénomènes de pénétration d'un sel à une faible concentration et du même sel à une concentration considérable étaient très distincts, j'étudierai : 1° la pénétration des substances dissoutes employées à une faible concentration ; 2° la pénétration de ces mêmes substances à la concentration plasmolysante et à une concentration supérieure.

1° Pénétration des sels employés a une concentration non plasmolysante.

Nous nous demanderons d'abord quels sont les sels qui pénètrent, c'est-à-dire que nous nous placerons uniquement au point de vue qualitatif ; nous chercherons ensuite à déterminer la vitesse relative de pénétration de chaque sel, c'est-à-dire que nous étudierons la pénétration quantitative. Nous verrons que les résultats obtenus différeront sensiblement des résultats classiques.

Pénétration qualitative.

Pour étudier la pénétration qualitative j'emploierai d'abord une méthode que j'ai exposée dans un travail antérieur, elle repose sur le passage des sels à travers l'endoderme. J'étudierai ensuite le passage des sels à travers la cellulose jeune, qui possède des propriétés analogues a celles du protoplasme vivant.

Méthode basée sur le passage à travers l'endoderme.

Ayant tout d'abord montré que les cadres subérisés de l'endoderme de la racine sont imperméables (1) et qu'ils interrompent la continuité de la cellulose perméable dans la plante, j'ai indiqué la règle suivante, au sujet de la pénétration d'un sel quelconque dans le végétal : pour qu'un sel soit susceptible de pénétrer dans le cylindre central d'une racine, il est nécessaire qu'il passe à travers un protoplasme vivant qui est ici celui de l'endoderme. Il s'ensuit que lorsque nous décèlerons microchimiquement un sel, dans le cylindre central d'une racine *vivante* ou dans la tige, nous serons en droit de conclure que ce sel est susceptible de traverser le protoplasme (2).

Inversement, lorsque la présence du sel ne pourra être décelée dans le cylindre central, nous pourrons supposer que ce sel ne traverse pas le protoplasme. Lorsque la substance employée dans ce dernier cas aura des réactions colorées suffisamment vives, il sera facile de s'assurer, comme je l'ai montré antérieurement, si cette dernière supposition est exacte. Le sel aura cheminé dans la racine par les parois des cellules

(1) Jean de Rufz de Lavison, Du mode de pénétration de quelques sels dans la plante vivante rôle de l'endoderme. *Rev. gen. Bot.*, t. XXII 1910, p. 225.

(2) De très nombreuses expériences ont été effectuées par un grand nombre d'auteurs en vue de savoir si les sels toxiques pénétraient ou non dans les plantes. Trinchinetti, Chatin, Filhol, Bouchardat, Réveil ont admis très généralement que les sels toxiques pénétraient dans les végétaux. Par contre, Link (1831), Targioni-Tozzetti (1845), Cauvet (1861), admettent que le poison ne se retrouve dans aucune partie saine, et que la pénétration est due à la mort des cellules. J'ai d'ailleurs confirmé ces dernières vues : un sel So^4Fe par exemple, ou un bon nombre de colorants, ne pénètrent dans le cylindre central que lorsque la racine est lésée ou lorsque le protoplasme des cellules de l'endoderme est mort. Ils peuvent par suite diffuser jusque dans la tige, s'ils ne sont pas accumulés par les tissus morts.

de l'écorce jusqu'à l'endoderme, et se sera arrêté au niveau des cadres subérisés. Certains sels même, très complexes, ne pénètrent même pas entre les cellules de l'écorce (ferrocyanure de potassium, par exemple).

Les expériences ont été faites de la façon suivante :

Des racines, que l'on a eu soin de ne pas léser, sont placées dans des solutions non toxiques des sels à étudier. Après un temps plus ou moins long, variant de vingt-quatre heures à quelques jours, on pratique des coupes minces dans la partie absorbante de la racine ; ces coupes sont traitées par les réactifs des substances employées.

1° On observe, avec certains réactifs et certains sels, des localisations très nettes des substances qui ont pénétré dans la racine ; on peut s'assurer ainsi que, pour de faibles concentrations, un grand nombre de substances, que je citerai plus bas, n'ont pu pénétrer dans le cylindre central et se sont arrêtées contre les cadres subérisés de l'endoderme. Les sels employés, qui dans ce cas ont été principalement les sels de Fe, Pb, Cu, Ni, Hg, etc., etc., ne pénètrent donc pas dans le protoplasme.

2° Pour d'autres substances, au contraire, pour les sels alcalins et alcalino-terreux en particulier, on n'observe rien de semblable, car de grandes quantités de ces substances se sont répandues jusque dans les organes aériens. Ces résultats concordent donc parfaitement avec les résultats actuellement classiques sur la pénétration des sels alcalins et alcalino-terreux, ces sels traversent le protoplasme.

3° Avec d'autres substances qui ne possèdent pas de réaction colorée suffisamment vive, l'on ne peut arriver à aucune certitude par ce procédé. La seule chose que nous puissions faire est d'effectuer la recherche microchimique des substances étudiées, au point de vue de leur pénétration, séparément dans les tiges et dans les racines. Il semble ainsi que les sels d'aluminium, de glucinium, de lanthane, et en général les sels des métaux des terres rares employés à des concentrations non toxiques, sont retenus par la racine. Il n'est pas permis de conclure de ces faits que ces sels ne traversent pas le protoplasme ; il se peut qu'ils y pénètrent en y contractent des

combinaisons insolubles, se comportant ainsi comme certains colorants étudiés par Pfeffer.

Objections à la méthode précédente. — Plusieurs objections peuvent être faites à la méthode de détermination de la perméabilité du protoplasme qui repose sur l'arrêt du sel contre l'endoderme.

A. On pourrait supposer que, comme dans le cas de certaines membranes inertes, le sel est arrêté en raison de son union avec la membrane endodermiquc elle-même; il est facile de réfuter cette objection :

1° Par l'observation directe elle-même. On constate en effet, lors de la pénétration des sels de fer, de plomb ou de cuivre dans la racine, que ces sels ne sont décelables absolument que dans les membranes, si on les a employés à une concentration relativement faible.

2° En faisant la même expérience avec des racines tuées par un moyen quelconque, par exemple par une déplasmolyse très brusque, on constate que le sel, malgré la combinaison qu'il forme, et que l'on observe facilement, avec le protoplasme mort, pénètre aisément dans le cylindre central. Or il n'a pu y pénétrer qu'en traversant le protoplasme de l'endoderme, puisque celui-ci est intimement lié avec les cadres subérisés.

Il s'ensuit donc immédiatement que ce n'est pas en raison de son affinité pour le protoplasme, qui absorberait par conséquent toute la substance dissoute et ne la laisserait pas diffuser au dehors, que le sel ne pénètre pas dans le cylindre central; c'est au contraire uniquement parce qu'il ne pénètre pas dans le protoplasme (1) et qu'il possède un antagonisme véritable vis-à-vis de celui-ci; je vérifierai d'ailleurs plus loin cet antagonisme par une méthode toute différente.

B. Une erreur d'interprétation pourrait aussi être commise dans ces expériences, car l'on peut trouver parfois dans la

(1) Lors de la plasmolyse par NaCl $\frac{1}{4}$ N + $FeCl^2$ $\frac{1}{50}$ N on constate qu'au bout de 8 à 10^m (en traitant des coupes par du ferricyanure + HCl) que le fer n'a pas pénétré du tout dans le protoplasme plasmolysé. Il n'y pénètre qu'au bout d'un temps plus long, seulement quand la cellule a été tuée. C'est donc encore une preuve manifeste de la non-pénétration du sel employé dans le protoplasme vivant.

tige un élément, du fer par exemple, qui, sous forme de sel soluble, ne traverse pourtant pas le protoplasme.

Il faut bien remarquer ici que le fer se trouve d'ordinaire dans les tiges à l'état complexe, ou à l'état insoluble, et non sous la forme sous laquelle on l'a présenté aux racines. J'ai déjà indiqué dans un travail récent (1) qu'il s'agit ici d'une transformation du sel soluble, incapable par lui-même de traverser le protoplasme, du moins en quantité notable.

Il n'est possible de conclure qu'un sel a traversé le protoplasme de l'endoderme que lorsqu'il se retrouve *tel quel* dans le cylindre central ou dans les tiges.

Je vais donner dans le tableau suivant les résultats relatifs à la pénétration d'un grand nombre de sels.

On remarquera que cette méthode ne nous donne rien au sujet de la pénétration des sels de glucinium, d'aluminium et des métaux des terres rares.

Méthode basée sur les propriétés spéciales des membranes jeunes.

Les résultats précédents sont confirmés par la méthode suivante que j'ai d'ailleurs indiquée aussi antérieurement.

Sur de jeunes racines ne possédant pas encore de cadres subérisés, on observe facilement au microscope une différence considérable entre l'aspect de l'écorce (y compris l'endoderme) et l'aspect du cylindre central (y compris le péricycle). Tandis que les membranes des cellules de l'écorce sont formées de cellulose relativement épaisse et qu'elles présentent entre elles de nombreux méats, les cellules du cylindre central forment au contraire un parenchyme très serré, sans méat, et les parois des cellules ont un aspect nacré.

Ces différences anatomiques correspondent à des différences physiologiques. On s'assure en effet, en opérant comme dans les conditions précédentes, qu'un grand nombre de sels, ceux justement qui ne traversent pas le protoplasme de l'endoderme, sont incapables de pénétrer dans la cellulose nacrée du cylindre central, tandis que ceux qui traversent le protoplasme de

(1) Jean de Rufz de Lavison, Essai sur une théorie de la nutrition des plantes vasculaires basée sur la structure de la racine (*Rev. gén. Bot.*, XXIII, p. 177, 1911).

Recherche microchimique des substances absorbées par les racines.

SELS EMPLOYÉS.	CONCENTRATION.	DURÉE des expériences.	RÉACTIFS.	RÉSULTATS ET OBSERVATIONS.
SO^4Fe............ $(AzO^3)^2Fe$......... Cl^2Fe.............. Cl^6Fe^2............	$\frac{1}{2000}$ N à $\frac{1}{20000}$ N	24 h. et plus.	$S(AzH^4)^2$ $K^6Fe^2Cy^{12}$ K^4FeCy^6 $K^6Fe^2Cy^{12}+HCl$	*Coupes de racines et de tiges.* — Le fer s'arrête contre les cadres subérisés de l'endoderme ; on ne trouve pas, par ces méthodes, de fer dans la tige ni dans le cylindre central. Pour des concentrations plus fortes, le fer pénétrerait dans le cylindre central, après avoir tué le protoplasme de l'endoderme.
Citrate de fer.....	$\frac{1}{1000}$ N à $\frac{1}{10000}$ N	48 h. à 15 j.	$K^6Fe^2Cy^{12}+HCl$	*Coupes de racines et de tiges.* — Le fer s'est déposé à l'état d'oxyde dans l'écorce de la racine et s'est accumulé contre l'endoderme.
Tartrate de fer....	$\frac{1}{2000}$ N	d°	d°	
Acétate de plomb. $(AzO^3)^2Pb$.........	$\frac{1}{3000}$ N à $\frac{1}{30000}$ N	24 h. et plus.	$S(AzH^4)^2$	
$NiCl^2$..............	$\frac{1}{10000}$ N	24 h. et plus.	$S(AzH^4)^2$	*Coupes.* — Les résultats sont les mêmes que précédemment. Les sels s'arrêtent nettement contre l'endoderme.
SO^4Cu............. $CuCl^2$..............	$\frac{1}{20000}$ N à $\frac{1}{1000}$ N	24 h. et plus.	K^4FeCy^6	*Cendres.* — La recherche microchimique dans les cendres des tiges et des racines indique que les sels n'ont pénétré que dans la racine.
$HgCl^2$............. $HgBr^2$.............	$\frac{1}{10000}$ N	24 h. et plus.	$S(AzH^4)^2$	
$(AzO^3)^2UO^2$........	$\frac{1}{2000}$ N	48 h. et plus.	K^4FeCy^6 $S(AzH^4)^2$	*Coupes.* — Les résultats sont les mêmes, mais la coloration est très pâle. Pour une concentration plus forte, le sel tue le protoplasme et pénètre dans le cylindre central. *Cendres.* — Les sels ne se retrouvent que dans les cendres de la racine.
$CrCl^2$.............	$\frac{1}{10000}$ N			
$MnCl^2$............. SO^4Mn............	$\frac{1}{2000}$ N	48 h. et plus.	K^4FeCy^6 KOH Acide oxalique.	*Cendres.* — Le manganèse de la solution ne semble pas avoir pénétré en quantité notable dans les tiges (plantes végétant à la lumière diffuse).
$ZnCl^2$............. $ZnSO^4$............	$\frac{1}{10000}$ N	8 j.	K^4FeCy^6	*Cendres.* — Les sels employés ne se retrouvent que dans les cendres des racines.
VCl^4...............	$\frac{1}{5000}$ N à $\frac{1}{1000}$ N	48 h. à 5 j.	K^4FeCy^6 AzO^3Ag, après avoir tranformé en vanadates.	
Sels d'Al., Gl. et des Terres rares....				Les résultats, d'après certains auteurs, seraient les mêmes : les sels ne pénétreraient pas dans les tiges.
Acétates, sulfates, chlorures, etc., des métaux alcalins et alcalino-terreux.. Li, Na, K, Rb, Cs, Ca, Sr........... Iodures de K, Na.. ClO^3K............ SCyK.............	$\frac{1}{20}$ N à $\frac{1}{10000}$ N	24 h. à 15 j.	Réactifs des acides et bases des sels employés.	Ces sels se retrouvent *tels quels* dans les tiges et les racines.

l'endoderme pénètrent, au contraire, aisément dans cette cellulose.

Ayant déjà indiqué cette méthode précédemment, et comme les résultats qu'elle nous fournit sont essentiellement les mêmes que ceux obtenus avec la méthode précédente, je ne m'étendrai pas davantage sur ces expériences.

Une remarque est cependant à faire sur laquelle nous reviendrons d'ailleurs lorsque nous nous occuperons plus spécialement de la toxicité : les membranes de l'écorce ne peuvent pas être considérées comme très vivantes, elles contiennent cependant du protoplasme actif, et ne peuvent être regardées comme complètement inertes. La pénétration de certains sels est, ici même, un phénomène de toxicité; ces faits deviendront d'ailleurs plus clairs lorsque nous aurons étudié la pénétration des sels sous une forte concentration.

Conclusion. — Relativement à la pénétration qualitative des substances minérales dans les membranes et le protoplasme vivants, je préciserai ici les notions que j'avais indiquées précédemment. 1° Les sels formés de cathions alcalins, alcalino-terreux et de magnésium unis a des anions tels que Cl, Br, I, SO^4, etc., traversent aisément le protoplasme; je ne donne ici qu'une vérification des résultats acquis antérieurement par plusieurs auteurs. 2° Pour les sels des métaux lourds, qui, comme je l'indique, ne pénètrent pas dans le protoplasme, je suis, au contraire, en contradiction formelle avec les idées actuelles qui ne sont d'ailleurs basées que sur des vues théoriques. Remarquons de suite que mes résultats ne confirment pas la théorie des lipoïdes que j'ai exposée plus haut.

Pénétration quantitative.

Méthode basée sur la vitesse de pénétration à travers le protoplasme de l'endoderme.

Je ne me suis occupé précédemment que de la pénétration qualitative des sels dans le protoplasme ; il est intéressant de connaître avec quelle vitesse pénètrent les différents sels des métaux alcalins et alcalino-terreux qui, comme nous l'avons dit, sont susceptibles de traverser le protoplasme de l'endoderme. Par la méthode que je me propose d'employer je pourrai

de même rechercher la pénétration de substances que je n'avais pu étudier précédemment en raison de leur manque de réaction colorée.

J'ai indiqué dans un travail précédent (1), reprenant une expérience de de Saussure (2), que des tiges sectionnées plongées dans une solution absorbaient l'eau et les sels dissous avec la même vitesse, tandis qu'une plante munie de ses racines faisait subir au liquide une sorte de filtration, absorbant par conséquent l'eau plus vite que les sels dissous ; puis, en me basant sur des données anatomiques et sur des données expérimentales, j'étais arrivé à conclure que dans la racine, c'est principalement au niveau de l'endoderme que se produit cette filtration des solutions. Il est évident que nous pouvons baser sur ces faits notre connaissance de la plus ou moins grande facilité de pénétration des différents sels à travers la membrane vivante. Voici d'ailleurs comment les expériences ont été faites avec un nombre très varié de sels, contrairement aux expériences décrites dans mon travail antérieur, où je m'étais borné à étudier la pénétration de $CaCl^2$, NaCl, KCl.

J'ai opéré principalement sur des pois et des lupins absorbant des solutions de différents sels ; les plantules sont placées dans un volume de solution donnée de concentration donnée, non toxique. L'évaporation de la solution à l'air libre est empêchée de diverses manières, soit, par exemple, en bouchant les tubes et en ne laissant dépasser que la tige à l'air libre, dans le cas où nous pouvons n'opérer que sur une plante ; dans le cas où, au contraire, en raison de la grande dilution des solutions, il est nécessaire d'employer un nombre plus considérable de plantes, l'évaporation est empêchée par une feuille de papier vernissée-collée au-dessus du cristallisoir dans laquelle on pratique des trous pour laisser passer les racines des plantes en expérience. Dans le cas des lupins en particulier, en raison du gonflement de l'axe hypocotylé, la fermeture devient bientôt hermétique.

Lorsque les plantes ont évaporé une quantité suffisante de

(1) De Rufz de Lavison, *loc. cit.*, 1911.
(2) De Saussure, Recherches chimiques sur la végétation. Paris, 1804.

liquide, on dose le sel dans la solution extérieure et, par un calcul simple, on s'assure s'il a passé plus ou moins vite que le solvant. Demoussy (1) ayant étudié, en 1899, la pénétration d'un grand nombre de sels alcalins et alcalino-terreux, moi-même ayant donné précédemment des tableaux relatifs à la pénétration de quelques uns de ces sels, je donnerai uniquement ici les résultats généraux ; le résumé suivant est relatif à cette expérience.

Vitesse de pénétration des différents sels dans la plante.

SEL EMPLOYÉ.	CONCENTRATION.	RAPPORT ENTRE LA QUANTITÉ DE SEL QUI PÉNÈTRE DANS LA PLANTE, ET LA QUANTITÉ QUI PÉNÉTRERAIT SI LE SEL ÉTAIT ABSORBÉ AUSSI VITE QUE L'EAU.
Chlorures, sulfates, azotates de Na, K, Rb, Ca, Sr, Mg..	$\frac{1}{20}$ N à $\frac{1}{1000}$ N	0,5 à 1.
Li........................	$\frac{1}{200}$ à $\frac{1}{1000}$ N	0,7 à 0,8. L'expérience dure deux à trois jours avec des plantes évaporant fortement.
$BaCl^2$, $(AzO^3)^2Ba$, CsCl, KI, NaI........................	$\frac{1}{500}$ à $\frac{1}{2000}$ N	0,01 à 0,1.
Al^2Cl^6, $CeCl^3$, $YtCl^3$..........	$\frac{1}{500}$ à $\frac{1}{2000}$ N	0,1 à 0,2. L'expérience dure deux à trois jours au plus et la plante évapore fortement.

Les racines des plantes en expérience n'ont pas sensiblement souffert.
Remarquons : 1° que l'évaporation doit être considérable ; 2° que chaque plante se trouve dans un volume de liquide de 10 à 20 cc. au moins ; 3° que les acides et les bases des sels passent avec des vitesses analogues ; 4° qu'avec des tiges sectionnées, le rapport serait égal à 1.

Les conclusions que nous pouvons tirer de ce tableau sont donc les suivantes : les sels de baryum, les iodures passent très difficilement à travers le protoplasme. Avec les chlorures d'aluminium, de cérium et d'yttrium, les conclusions sont

(1) Demoussy, *loc. cit.* Dans l'ensemble, les résultats de Demoussy sont analogues aux miens ; les sels de Ba et les iodures pénètrent difficilement dans la plante vivante. La transpiration étant moindre dans les expériences de Demoussy que dans les miennes, et le nombre de plantes par volume égal de liquide étant bien plus considérable, cet auteur a constaté, pour un grand nombre de sels, que l'eau pénétrait moins vite que les sels, ceci tient à la diffusion exerçant ici une influence prépondérante, tandis que dans mes expériences, c'est principalement le mouvement du liquide qui influe.

La théorie que je soutiens est par contre, je le rappelle, contraire à la théorie actuelle ; ce ne sont pas des équilibres entre les solutions contenues dans la tige et les liquides extérieurs qui règlent la pénétration des sels dans la plante. La perméabilité du protoplasme de l'endoderme a le rôle prépondérant.

analogues ; notamment ces derniers ne doivent vraisemblablement pas traverser le protoplasme et l'abaissement de la concentration dans le liquide extérieur est vraisemblablement dû à une précipitation.

Cas où la méthode ne peut pas s'appliquer. — Cette méthode ne peut évidemment s'appliquer que dans le cas où les sels expérimentés ne subissent pas de changement appréciable dans la racine. S'ils sont accumulés, comme les sels des métaux lourds, par les membranes ou par le protoplasme mort, il s'ensuivra immédiatement que nous constaterons par le dosage une diminution de la quantité de substances contenues dans la solution. Nous ne pourrons, bien entendu, pas en déduire que ces substances pénètrent dans le protoplasme ; il faut donc s'assurer, j'insiste sur ce point, que les substances étudiées se diffusent dans toute la plante.

Nous avons constaté que les chlorures d'aluminium, de cérium, d'yttrium, etc., ne pénètrent que peu ou pas dans la racine. Il n'en serait plus de même avec les sulfates : ayant opéré avec du sulfate d'aluminium à très faibles concentrations, avec des sels de lanthane, de thorium, etc., j'ai constaté aussi une diminution considérable de la teneur en sels de la solution dans laquelle plongent les racines, diminution souvent même plus considérable que lors de la pénétration des sels alcalins et alcalino-terreux par le même procédé (que lors de l'absorption de SO^4K^2 par exemple).

Le sulfate d'aluminium a donc été absorbé par les racines vivantes en quantité bien plus considérable que le sulfate de potassium, mais ceci n'est pas une absorption véritable, c'est une précipitation, car la grande majorité du sel est certainement restée dans la racine. Je me baserai pour affirmer ce fait sur des dosages récents et sur des expériences personnelles non encore publiées.

Conclusions relatives à la pénétration des sels à de faibles concentrations.

La faculté qu'a une molécule de traverser le protoplasme est nettement une propriété additive de son anion et de son

cathion; un radical garde des propriétés anologues dans les différents sels dont il fait partie.

Il semble ensuite vraisemblable, et c'est ici un fait assez naturel, bien que contraire aux données classiques, que ce sont *uniquement* les sels nutritifs non toxiques et les sels qui leur ressemblent qui pénètrent aisément dans le protoplasme. Une exception existe peut-être pour les fluorures alcalins et alcalino-terreux, qui sont toxiques; je n'ai pu encore déterminer leur pénétration. Le lithium pénètre, comme je l'ai dit, aisément dans le végétal; il est regardé commme toxique, mais c'est, somme toute, une erreur, car, comme de récentes expériences l'ont montré (1), il peut être absorbé en grande quantité par des végétaux sans causer d'effets nuisibles. Nous verrons même plus loin que sa toxicité vis-à-vis des racines est relativement faible.

Par contre, les sels beaucoup plus toxiques de baryum, de cæsium et les iodures pénètrent, au contraire, très peu dans le protoplasme. Il est vraisemblable, mais ici je dois dire que ce n'est encore qu'une hypothèse, que tous les sels de glucinium, d'aluminium et des métaux des terres rares ne pénètrent pas dans le protoplasme; je n'ai pu donner de preuves que pour quelques-uns d'entre eux. Toutes ces substances, comme nous le verrons plus loin, sont très toxiques. Enfin, pour les sels des métaux lourds, qui, eux, sont extrêmement toxiques, j'ai pu donner la preuve qu'ils ne pénètrent pas dans le protoplasme (je dois ajouter cependant que je n'ai pas de résultats positifs avec les sels de manganèse).

On peut remarquer dès maintenant qu'une certaine analogie de propriétés semble exister, pour des solutions faiblement concentrées, entre la membrane protoplasmique et la membrane de ferrocyanure par exemple; l'une et l'autre sont imperméables aux sels des métaux lourds, mais il faut remarquer que, vis-à-vis des sels alcalins et alcalino-terreux, la perméabilité de la membrane protoplasmique est plus élevée que celle de la membrane de ferrocyanure. Cette analogie est-elle simplement un effet du hasard, ou tient-elle à des propriétés

(1) Ravenna et Zamorani, Rend. acc. Lincei, XVIII, 1909, p. 626.

plus générales des membranes? C'est ce que des expériences ultérieures nous apprendront peut-être.

2° Pénétration des sels employés a une forte concentration.

Il n'y a aucune raison de supposer que la perméabilité de la membrane protoplasmique ne varie pas avec la concentration; les résultats obtenus en employant les concentrations plasmolysantes ne doivent donc pas forcément être appliqués à la pénétration de solutions diluées. En effet, contrairement à ce que l'on observe avec la membrane de ferrocyanure par exemple, le protoplasme, comme je vais le montrer dans les expériences qui suivent, se comporte de façon tout à fait différente aux diverses concentrations. Il semble, par exemple, relativement à la pénétration des sels des métaux lourds, que la perméabilité du protoplasme devienne considérable à de fortes concentrations, tandis qu'elle était nulle, comme nous l'avons vu, pour des concentrations relativement faibles. Un fait analogue se passe, par exemple, avec les sels des métaux alcalins; c'est par leur étude que nous allons commencer, en prenant comme exemple le chlorure de sodium.

Perméabilité du protoplasme et de la membrane cellulosique jeune pour les sels des métaux alcalins et alcalino-terreux employés à de fortes concentrations.

I. — *Perméabilité du protoplasme.*

Méthode. — La méthode repose principalement encore sur les propriétés spéciales de l'assise endodermique de la racine. Nous tiendrons compte de ce fait que les cadres subérisés sont imperméables et, d'autre part, que le protoplasme de l'endoderme est uni intimement aux cadres subérisés sur tout son pourtour, de sorte que, comme le montre la figure ci-contre (fig. 1), lors de la plasmolyse ou de la contraction par un acide, le protoplasme de l'endoderme, au lieu de se mettre sous forme sphérique comme le protoplasme des autres cellules de l'écorce et du cylindre central, apparaît au contraire, soit sur des coupes horizontales, soit sur des coupes verticales, comme une bande étroite fixée au cadre subérisé

de la membrane. Il est bien évident que, dans ces conditions, même lors de la plasmolyse, il est nécessaire qu'un corps traverse le protoplasme de l'endoderme pour pénétrer dans le cylindre central. Remarquons de suite que si le protoplasme

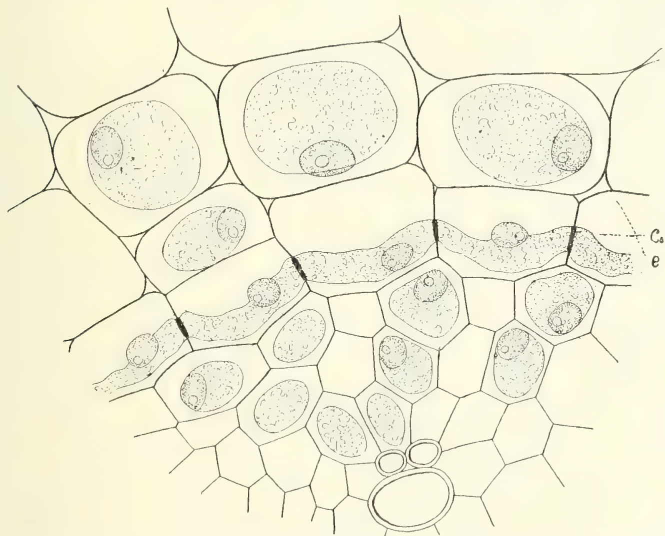


Fig. 1. — Fragment d'une coupe transversale dans la région absorbante d'une racine plasmolysée de Pois : e, endoderme ; Cs, cadres subérisés. — On voit que le protoplasme de l'endoderme est lié aux cadres subérisés.

de l'endoderme se mettait sous forme de sphère lors de la plasmolyse, un sel, pour pénétrer dans le cylindre central, ne serait nullement forcé de le traverser; il pourrait, en effet, pénétrer aisément entre la membrane cellulosique et le protoplasme rétracté au milieu de la cellule. Je donnerai plus tard de nouvelles preuves expérimentales de ces faits.

Ces données anatomiques étant bien établies, demandons-nous ce qui se passe lorsque nous plasmolysons une racine. Si l'on prend soin de ne plonger que la partie absorbante dans la solution plasmolysante, on évitera la pénétration du sel par l'extrémité de la racine, là où le protoplasme n'est pas lié à la membrane dans l'endoderme. On comprend ainsi que la pénétration du sel dans le cylindre central devra uniquement se faire, si toutefois elle se fait, à travers le protoplasme de l'endoderme. Si nous constatons, par exemple avec le chlorure de sodium, que le protoplasme des cellules du cylindre

central est plasmolysé, nous pourrons en conclure que le sel a passé abondamment à travers le protoplasme de l'endoderme.

Les expériences se font de la façon suivante :

Expériences. — Des racines de pois sont plongées dans des solutions de chlorure de sodium à 1/10 n., 1/7 n., 1/5 n., 1/4 n., 1/3 n. et 1/2 n. On s'arrange de façon à ce que l'extrémité de la racine ne plonge pas dans la solution et aussi pour prendre une racine ne possédant pas de poche radiculaire différenciée, par où le sel pourrait pénétrer facilement dans le cylindre central sans traverser le protoplasme. Au bout de quelques minutes, les pois placés dans la solution 1/4 n. sont ramollis, ceux placés dans la solution à 1/5 n. perdent leur turgescence au bout d'une demi-heure ; pour des concentrations plus faibles, la racine reste turgescente pendant plusieurs heures.

Des coupes minces, pratiquées dans les racines immergées dans les solutions de chlorure de sodium à 1/4 n. et à 1/3 n., nous montrent que le cylindre central est plasmolysé déjà au bout de cinq à dix minutes. Le protoplasme de ces cellules s'en échappe, en effet, sous forme de sphère. Remarquons en outre qu'on n'observe pas sensiblement de diminution dans le diamètre du cylindre central ; comme les cellules du cylindre central sont fortement plasmolysées, il est clair que la plasmolyse est due à la pénétration du sel dans le cylindre central (1). D'ailleurs on constate microchimiquement la présence de grandes quantités de sel dans le cylindre central. Des échantillons témoins, déplasmolysés lentement dans des solutions de moins en moins concentrées de chlorure de sodium, puis replacés dans l'eau pure, reprennent leur turgescence et continuent à vivre. Des coupes pratiquées dans ces échantillons ne nous montrent rien d'anormal.

Nous constatons donc dans l'expérience précédente qu'une grande quantité de chlorure de sodium a pénétré dans le cylindre central.

(1) On aurait pu supposer une exosmose de l'eau de toutes les cellules du cylindre central à travers l'endoderme, provoquant la contraction du protoplasme et la rétraction des membranes cellulosiques. Une fois la coupe faite, les membranes se seraient distendues brusquement alors que le protoplasme serait encore contracté à leur intérieur. Mais la non-diminution du diamètre du cylindre central suffit à réfuter cette objection.

Qu'y a-t-il à conclure de cette expérience :

1° Le cylindre central considéré dans son ensemble comme une seule et même cellule, ce qu'il est possible de faire en se basant sur la structure de l'endoderme, ne se comporte pas comme une cellule artificielle de Traube, puisqu'il ne s'est pas contracté de façon sensible.

2° Le protoplasme de l'endoderme a été traversé par une concentration plasmolysante de chlorure de sodium.

3° Ce même protoplasme, bien que contenant de grandes quantités de chlorure de sodium à son intérieur, est resté contracté.

Nous pouvons conclure immédiatement, sans chercher à entrer dans les détails, que la perméabilité du protoplasme a augmenté de façon considérable et est devenue anormale.

II. — *Étude de la perméabilité des membranes jeunes aux diverses concentrations.*

Des résultats analogues nous sont fournis par l'étude des membranes jeunes. Pour de faibles concentrations, les membranes du cylindre central de racines de Pois en voie de germination possèdent des propriétés analogues à celles du protoplasme lui-même. Or, en plaçant ces racines dans les solutions identiques aux solutions précédentes, on constate, pour une certaine concentration voisine de 1/4 n., que le sel qui a ramolli la racine a pénétré abondamment dans le cylindre central.

Ceci nous permet de conclure que le sel employé à une concentration élevée a traversé toutes les membranes jeunes, qui sont relativement peu perméables pour de faibles concentrations. Il les a même traversées avec une vitesse considérable, comme s'il s'agissait de membranes de cellulose inerte. Il est évident que la perméabilité a considérablement augmenté dans ce dernier cas. Nous discuterons les résultats de toutes ces expériences quand nous aurons étudié, comme nous allons le faire immédiatement, la pénétration des sels des métaux lourds.

Pénétration des sels des métaux lourds à de fortes concentrations.

Ici les résultats seront encore plus nets : les sels des métaux lourds, qui ne traversent pas le protoplasme lorsqu'ils sont employés à une faible concentration, en raison d'une sorte d'antagonisme qu'ils possèdent à son égard, le traversent au contraire aisément lorsqu'ils sont employés à des concentrations relativement fortes. Le protoplasme ainsi traversé n'est pas tué, car après avoir plasmolysé une racine par un sel de fer, par exemple, et après s'être assuré que le sel imbibe aussi bien les membranes jeunes que le protoplasme, on peut, par une déplasmolyse lente, constater la sortie de tout le sel qui avait pénétré dans le protoplasme et dans les membranes. De plus, la plante a continué à se développer lorsque nous avons eu soin de ne pas faire durer l'expérience un temps trop long. Il est à remarquer que chez une racine tuée, sur laquelle on effectuerait la même expérience, le sel serait intimement lié, dès sa pénétration, avec les albuminoïdes de la membrane jeune ou du protoplasme, et ne pourrait être extrait par des lavages.

Expériences avec des racines vivantes. — Voici comment j'ai conduit l'expérience : des pois jeunes, ne possédant pas encore de cadres subérisés dans la racine, sont placés dans des solutions de chlorure de fer à 1/5 n., 1/4 n. et 1/3 n. A la concentration de 1/4 n., le sel a pénétré au bout de deux à trois minutes jusque dans le cylindre central comme on peut s'en assurer par des coupes que l'on traite par le ferricyanure; d'ailleurs, la racine a perdu sa turgescence. Si on déplasmolyse des racines témoins avec des solutions de moins en moins concentrées de chlorure de sodium, ou même d'ailleurs en les replaçant directement dans l'eau, on observe, en faisant des coupes de temps à autre dans des échantillons témoins, que la quantité de fer répandue dans les tissus diminue de plus en plus et que, finalement, au bout d'une à deux heures on n'en peut plus déceler dans le cylindre central avec le ferricyanure chlorhydrique.

Des plantes immergées plus longtemps dans la même solu-

tion ou dans des solutions plus concentrées fournissent les mêmes résultats ; seulement, ici, le sel n'est souvent pas complètement expulsé lors de la déplasmolyse et du lavage prolongé à l'eau. On observe souvent des taches jaunâtres dans certaines cellules ou dans certains groupes de cellules du cylindre central qui restent comme des témoins indiquant que le fer a bien pénétré dans toute la racine et qu'il en a été expulsé ensuite (1).

C'est donc ici une nouvelle preuve très nette que le fer a pénétré dans le cylindre central. Remarquons en outre qu'il a traversé un grand nombre de membranes vivantes, sans former de combinaison stable avec les matières albuminoïdes qu'elles contiennent.

Avec des racines qui auraient été laissées un temps plus long dans les solutions indiquées, par exemple un quart d'heure, on n'observerait plus l'expulsion du fer par les lavages ; il semble ici que les cellules et les membranes aient été tuées et que le sel de fer se comporte avec elles comme avec des albumines inertes.

Expériences avec des racines tuées. — Nous pouvons faire une expérience complémentaire avec des racines tuées préalablement, soit par l'eau bouillante, soit par une déplasmolyse brusque. Ces racines, ayant perdu toute turgescence, sont placées dans les solutions de fer aux mêmes concentrations que précédemment.

Déjà, au bout d'une minute, le sel de fer a pénétré dans toute la racine et des lavages prolongés ne parviennent pas à l'en extraire ; il reste pendant longtemps décelable par le ferricyanure seul, puis, seulement par le ferricyanure chlorhydrique.

Conclusion. — De la comparaison des deux expériences précédentes, faites d'une part avec des racines vivantes, et d'autre part avec des racines tuées, il ressortira nettement que les albumines du protoplasme ne possèdent pas les mêmes propriétés que les albumines inertes. D'autre part, nous constatons, et c'était le but principal de l'expérience, que sous l'influence de fortes concentrations, la membrane cellulosique jeune est

(1) Ces taches jaunes traitées par du ferricyanure + HCl deviennent bleues.

devenue extrêmement perméable, sans cependant que l'on puisse dire qu'elle ait été tuée.

Des expériences analogues peuvent être faites en utilisant la partie absorbante des racines avec endoderme pourvu de cadres subérisés. On remarque, dans ce cas, que le protoplasme vivant est devenu perméable pour le chlorure de fer employé à de fortes concentrations.

Remarque. — Dans les expériences précédentes, aussi bien dans les expériences effectuées avec de jeunes racines que dans celles effectuées avec des racines plus âgées, la racine, lorsqu'elle a été déplasmolysée par une solution de chlorure de sodium de plus en plus faible ou par de l'eau pure, reprend sa turgescence; seulement, ce n'est qu'un phénomène temporaire ; au bout de quelques heures elle se ramollit et on peut la considérer comme morte. L'observation microscopique le prouve d'ailleurs, car au bout de ce même temps le protoplasme des cellules est rétracté, quelquefois même coagulé. Je ferai remarquer que l'on ne trouve cependant pas de fer dans ces racines, tandis que si nous les replaçions, une fois qu'elles ont perdu leur turgescence, dans la même solution de chlorure ferreux, elles se comporteraient comme des racines tuées et le fer ne pourrait être extrait par des lavages.

Ce n'est que lorsqu'on emploie des concentrations de 1/4 à 1/5 n., pendant quelques minutes au plus, que l'on observe que la racine n'a pas été tuée, bien que le fer ait pénétré en abondance dans le cylindre central, et qu'elle peut continuer à croître.

*
* *

Des expériences semblables aux expériences précédentes ont été faites avec des sels de plomb, de cuivre et de nickel; les résultats sont d'ailleurs analogues, seulement, avec les sels de cuivre la toxicité est plus immédiate, la cellule est plus rapidement tuée, de sorte qu'après avoir pénétré dans un tissu, un sel de cuivre n'est expulsable que si les lavages sont effectués rapidement; d'ailleurs, le phénomène est au fond le même.

*
* *

Si nous voulions traduire d'une façon générale les résultats des expériences précédentes, nous dirions que :

1° Les sels des métaux lourds ont un antagonisme marqué vis-à-vis du protoplasme vivant.

2° Que la membrane jeune et le protoplasme, qui étaient imperméables pour les sels des métaux lourds employés à de faibles concentrations, sont devenus perméables pour ces mêmes sels en solutions concentrées.

Conclusions des expériences effectuées pour étudier la perméabilité de la membrane protoplasmique aux diverses concentrations.

Métaux lourds. — Les conclusions relatives à la pénétration des sels des métaux lourds sont les suivantes :

Étant donné qu'un sel offert à une faible concentration n'est susceptible de pénétrer ni dans la membrane cellulosique jeune ni dans le protaplasma vivant, puis, étant donné que ce même sel est susceptible de traverser la membrane cellulosique jeune et le protoplasma lorsqu'il est employé en forte concentration, nous pouvons conclure :

Qu'il est impossible de baser dans tous les cas nos idées théoriques au sujet de la perméabilité du protoplasme sur un phénomène de partage du sel entre le protoplasme et la solution. En effet, ce coefficient de partage, qui devrait rester sensiblement constant, est égal à 0 dans le cas de solutions étendues, et devient vraisemblablement égal à 1 dans le cas de solutions concentrées. Il semble, somme toute, probable que le protoplasme vivant est devenu aussi perméable que du protoplasme mort; il est possible d'attribuer ce phénomène à une modification de la structure du protoplasme produite par la forte tension du sel, puisque la mort du protoplasme ne peut être invoquée et qu'il reste vivant tout en subissant ces modifications profondes. La perméabilité devient donc considérable ; la membrane, de plus, ne semble plus offrir de résistance au passage de l'eau et des sels.

Le phénomène de pénétration sous de fortes concentrations

n'est pas un phénomène toxique, puisque le sel peut être expulsé et que la racine peut continuer à vivre. Je remarquerai aussi que la pénétration commence à se faire avant que la concentration plasmolysante soit atteinte.

Sels des métaux alcalins et alcalino-terreux. — Avec les sels alcalins et alcalino-terreux, les phénomènes sont plus complexes puisque, même pour de faibles concentrations, ces substances pénètrent déjà dans le protoplasme.

Si l'on suppose que la quantité de substance qui pénètre dans la membrane détermine sa perméabilité pour cette substance, on pourrait dire que le coefficient de partage du chlorure de sodium entre le protoplasme et la solution extérieure est compris entre 0,6 et 0,7 par exemple dans le cas de solutions étendues.

Lorsque nous augmentons la concentration, le coefficient de partage croît certainement ; il devient voisin de 1, puisque des quantités de sel suffisantes pour plasmolyser les cellules du cylindre central passent à travers la membrane endodermique.

Avec la membrane cellulosique jeune, on observe des faits analogues : il semble aussi que, dans ce cas, le coefficient de partage du sel entre la membrane et la solution augmente de façon considérable dès que l'on emploie des concentrations élevées.

Il est donc impossible de parler ici, de même que dans le cas des sels des métaux lourds, d'un même coefficient de partage du sel entre le protoplasme et la solution aux faibles et aux fortes concentrations.

Mais un autre phénomène est plus intéressant à considérer. Si nous observons que, pour des concentrations inférieures à 1/5 n., le sel est incapable de pénétrer rapidement dans le protoplasme et que, pour une concentration supérieure, le sel traverse ce protoplasme avec une grande vitesse, nous en conclurons immédiatement que nous avons affaire à deux phénomènes d'ordre différent.

En effet, si la membrane protoplasmique restait identique à elle-même, malgré la concentration croissante des solutions qui lui sont présentées, on n'observerait à aucun moment de pénétration rapide du sel dans le cylindre central ou dans les mem-

branes jeunes. La plasmolyse des cellules du cylindre central ne peut commencer à se faire que si la membrane endodermique est devenue non seulement plus perméable au chlorure de sodium (ce qui correspond à l'augmentation du coefficient de partage), mais encore que si elle n'oppose plus aucune résistance appréciable au passage de l'eau et des sels dissous; elle se comporte vraisemblablement, dans ces conditions, comme une substance spongieuse inerte, qui ne peut même plus, pas plus qu'un filtre grossier, être qualifiée de membrane. La membrane cellulosique jeune se comporte d'ailleurs de façon identique.

J'insisterai ici encore sur la grande différence que présente l'ensemble du protoplasme des cellules endodermiques, considéré comme membrane, avec une membrane de ferrocyanure dont la perméabilité n'augmenterait pas ainsi brusquement avec une certaine concentration.

Les deux phénomènes de pénétration d'un même sel à une faible et à une forte concentration sont ainsi très différents. La membrane protoplasmique peut être considérée comme devenant extrêmement perméable vis-à-vis d'un grand nombre de solutions concentrées.

Il semble bien qu'il faille principalement attribuer ces phénomènes à une modification temporaire du protoplasme qui deviendrait, en partie, analogue à un protoplasme tué et serait, par conséquent, devenu extrêmement perméable.

Les expériences précédentes pourraient nous donner des indications sur la nature de la toxicité, sur certaines différences existant entre les albuminoïdes vivants et les albuminoïdes inertes.

Tous ces faits seront examinés plus loin en détail.

II

ACTION DES SELS SUR LE PROTOPLASME

Après avoir examiné dans le chapitre précédent comment s'effectue la pénétration des sels dans le protoplasme, je rechercherai maintenant quels sont les sels qui coagulent le protoplasme sans m'occuper toutefois du processus de leur action. J'étudierai ensuite la toxicité proprement dite des sels vis-à-vis de la cellule vivante.

Recherches sur la coagulation du protoplasme.

L'on sait depuis longtemps que, sous l'influence de certains agents, le protoplasme peut changer de consistance, de transparent, et de fluide, tel qu'il est en temps ordinaire, devenir de couleur sombre, d'aspect granuleux et rigide.

Il est d'abord nécessaire de nous demander ce qu'est ce phénomène que l'on peut appeler la coagulation du protoplasme. J'ai déjà indiqué ce qu'était la coagulation d'une solution d'albumine, y aura-t-il lieu de rapprocher les deux phénomènes? C'est ce qu'il est d'ailleurs impossible de dire à l'heure actuelle, au moyen du microscope seul.

J'étudierai donc la coagulation du protoplasme sans trop m'occuper des liens que l'on pourrait établir entre cette coagulation et la coagulation d'une solution albuminoïde inerte d'autant plus que le protoplasma ne se compose pas uniquement d'albumine.

Sous quelles influences observons-nous au microscope la coagulation du protoplasme?

1° J'ai rappelé précédemment que des actions mécaniques suffisaient à provoquer sa coagulation, ce qui le distingue des solutions albuminoïdes inertes.

2° Le protoplasme est également coagulable sous l'action d'un grand nombre de sels, tandis qu'un certain nombre d'autres n'ont pas d'action sur lui, du moins dans un temps relativement court.

3° Nous savons, de plus, que le protoplasme est spontanément coagulable, lorsqu'il devient âgé, lorsque les échanges nécessaires ne sont plus possibles, et lorsque les solutions

intérieures ne présentent pas un équilibre convenable d'ions monovalents et bivalents.

La coagulation du protoplasme peut être observée avec l'ultra-microscope. Quels rapports a cette coagulation avec la coagulation observable au microscope? Il est certain que le protoplasme, qui paraît coagulé lorsqu'on l'observe au microscope, le paraît certainement à l'ultra-microscope, mais ce que nous ne savons pas, c'est si le protoplasme peut se coaguler véritablement, au sens physique du mot, sans que nous apercevions de changement bien notable en l'examinant au microscope. Il pourrait se transformer, en effet, en une sorte de gel transparent.

J'ai posé ces questions sans chercher d'ailleurs à les résoudre dans le travail présent. Je me bornerai à étudier la coagulation observable au microscope.

Bien que la comparaison de la coagulation d'une albumine et du protoplasme ne puisse vraisemblablement pas être faite, puisque ce sont peut-être deux phénomènes assez différents, nous verrons tout de même qu'il sera intéressant de connaître l'action des sels sur les solutions albuminoïdes par comparaison avec leur action sur le protoplasme.

Rapports entre la coagulation du protoplasme et la mort de la cellule.

Je montrerai d'abord qu'il n'y a pas de concomitance absolue entre la mort du protoplasme et sa coagulation.

En opérant avec des solutions de chlorure de sodium, par exemple, dans lesquelles on plonge de jeunes racines, on observe souvent après la déplasmolyse une perte de turgescence complète sans cependant que le protoplasme soit coagulé; ces racines qui ont perdu leur turgescence, ne contiennent vraisemblablement que du protoplasme mort. Elles ont perdu cet antagonisme vis-à-vis des sels des métaux lourds que j'avais donné comme caractéristique du protoplasme vivant. Un sel de fer, en effet, les pénètre aisément et ne peut en être expulsé par des lavages (1).

Nous conclurons donc des faits précédents que la mort

(1) On observerait de même que le protoplasme prendrait certains colorants qu'il ne fixerait pas à l'état vivant.

peut avoir lieu sans que le protoplasme soit coagulé. Cependant, remarquons de suite qu'au bout de peu de temps, le protoplasme des cellules qui ont perdu tous les caractères qui pourraient nous faire dire qu'elles sont vivantes, finira par coaguler spontanément, de sorte que la coagulation et la mort du protoplasme sont deux phénomènes qui se suivent généralement d'assez près. On pourrait dire que le protoplasme doit être réduit à l'état de solution albuminoïde inerte avant d'être coagulé véritablement ; d'ailleurs il est inutile de faire ici des hypothèses ; à la base même des expériences réside une cause d'erreur, puisque nous ne savons pas au juste à quoi correspond la coagulation du protoplasme observable au microscope.

Comparaison de l'action des différents sels sur l'albumine et sur le protoplasme.

Si nous comparons l'action des sels sur les albuminoïdes inertes d'une part et sur le protoplasme d'autre part, nous voyons qu'il existe certaines analogies entre ces deux actions. Cette étude est aisée à faire mais comme, à ma connaissance, elle n'a pas été faite *dans son ensemble*, les résultats qui suivent seront instructifs.

J'ai opéré comparativement sur du protoplasme et sur de l'albumine d'œuf, soit pure, soit contenant une émulsion de lécithine ou de cholestérine.

La méthode consiste simplement à placer des coupes effectuées dans des racines jeunes dans des solutions des sels à étudier et à observer la coagulation du protoplasme au microcospe. J'ai toujours employé des solutions concentrées à 1/2 n. et à 1/4 n. La coagulation, quand elle se produit est toujours visible au bout de quelques minutes.

Il est certain que des coupes laissées dans cet état, dans n'importe quel sel, finiraient par coaguler au bout d'un temps plus ou moins long, mais il ne sera pas possible de faire une erreur entre ces deux modes de coagulation à cause de la rapidité du phénomène sous l'influence de certains sels.

Les faits suivants ressortent des expériences :

1° Tout sel qui coagule une solution albuminoïde coagule de même le protoplasme.

Il s'agit bien entendu ici des sels qui coagulent véritablement l'albumine, c'est-à-dire des sels d'aluminium, de glucinium, des sels des métaux des terres rares, de thorium, etc., qui ne précipitent l'albumine que lorsqu'ils sont présentés à une faible concentration, le précipité étant soluble dans un très petit excès de réactif.

Nous comprendrons aussi dans ce groupe la majeure partie des sels des métaux lourds, qui coagulent l'albumine non seulement à de faibles concentrations, mais encore à des concentrations relativement élevées. Il est bien remarquable que les sels de manganèse, qui n'ont aucune action sur les solutions d'albumine, ne coagulent pas non plus le protoplasme. Il y a donc jusqu'ici un lien assez net entre la coagulation du protoplasme et la coagulation des albumines.

2° Les sels qui n'ont aucune action vis-à-vis des albumines, ou du moins qui n'ont que des réactions de déplacement, peuvent, à l'égard de la coagulation du protoplasme, se répartir en deux groupes :

a. Ceux qui coagulent le protoplasme ; ce sont : l'iodure de potassium, les sels de baryum concentrés.

b. Ceux qui n'ont aucune action sur la coagulation des albumines ; ce sont les sels des autres métaux alcalins et alcalino-terreux, plus ceux de magnésie.

Nous voyons donc que certains sels qui coagulent le protoplasme ne coagulent pas les albumines. Le protoplasme est donc bien plus instable qu'une solution albuminoïde.

Nous verrons plus tard des rapports très nets entre l'action toxique d'un sel et son action coagulante sur le protoplasme. Ce lien est bien simple, puisque ce sont les *sels toxiques, et presque uniquement eux, qui coagulent le protoplasme*. Il est bon de faire remarquer que ceci ne fera pas connaître plus à fond le mécanisme intime de l'action toxique. Nous savons, en effet, que la coagulation du protoplasme peut être effectuée par un nombre d'agents bien plus considérable que la coagulation des solutions albuminoïdes, par exemple, sous l'influence du temps, des chocs, etc. ; de sorte que nous ne pouvons pas dire quelle est la propriété particulière aux sels qui provoque la coagulation.

*
* *

J'insisterai maintenant sur quelques points particuliers pour restreindre la portée générale qu'on pourrait être tenté d'attribuer aux expériences précédentes.

1° Remarquons d'abord que la coagulation de l'albumine par les sels de glucinium, d'aluminium, etc., ne se produit en général que pour des concentrations très faibles, qui doivent quelquefois être inférieures à 1/100 n.

La coagulation du protoplasme, par contre, peut être effectuée par des concentrations considérables des mêmes sels, ce qui prouve qu'il ne faut pas chercher à faire de comparaisons trop étroites entre la coagulation de l'albumine et la coagulation du protoplasme.

2° Un fait analogue s'observe avec le chlorure de fer et les sels des métaux lourds.

3° Des expériences effectuées à diverses concentrations et avec des temps variables montrent que le processus de la coagulation n'est vraisemblablement pas le même dans tous les cas. Ainsi des solutions, même peu concentrées, de sulfate d'aluminium à 1/10 n. par exemple, coagulent le protoplasme tandis que les mêmes concentrations de chlorure de baryum n'ont aucune action.

Nous voyons donc, par ces restrictions, qu'il ne faut pas chercher à établir un lien étroit entre la coagulation d'une solution albuminoïde et celle du protoplasme, celui-ci d'ailleurs ne se composant pas uniquement d'albuminoïdes et de lipoïdes. Il est bien certain qu'un grand nombre d'études sont encore à faire si l'on veut connaître les liens qui unissent ces deux phénomènes.

Nous verrons cependant qu'une comparaison, même grossière, nous rendra de grands services et pourra même nous servir à effectuer une classification des sels au point de vue de leur mode d'action sur le protoplasme. C'est d'ailleurs en se basant sur les résultats précédents et en groupant les sels, suivant les résultats acquis, que nous commencerons dans le chapitre suivant l'étude de la toxicité proprement dite.

III

ÉTUDE DE LA TOXICITÉ

Généralités. — J'ai étudié dans les paragraphes précédents certaines actions des sels vis-à-vis du protoplasme; je ne m'étais placé qu'aux points de vue de leur pénétration aux diverses concentrations et de l'action coagulante qu'ils avaient vis-à-vis du protoplasme. Comme il est évident que la première chose à connaître pour étudier le processus intime de l'action toxique est de savoir si le sel envisagé est susceptible ou non de pénétrer dans le protoplasme vivant, les notions précédemment acquises seront fondamentales et devront servir de base aux recherches ultérieures sur le mode d'action des sels sur la cellule vivante.

Il s'agira maintenant de rechercher si l'on peut se rendre compte du processus intime par lequel un sel tue le protoplasme. Je me propose donc d'étudier dans ses détails, la marche de l'action toxique, de chercher à connaître comment elle varie avec les différents sels, avec la concentration, avec le temps pendant lequel on les laisse agir sur la cellule. Ce sont là différents points que j'aurai à préciser dans les expériences comprises dans ce chapitre ; leur étude nous servira beaucoup à comprendre le mode d'action des sels sur le protoplasme.

Ce n'est qu'après avoir complété par ces nouvelles recherches les résultats obtenus précédemment, que nous pourrons nous faire une idée plus exacte de la nature de la toxicité. Mais avant d'exposer mes expériences, je passerai rapidement en revue certains faits, en me demandant d'abord :

1° Ce qu'est la toxicité, c'est-à-dire que je définirai ce qu'il faut entendre par action toxique dans mes expériences.

2° Je passerai en revue rapidement les diverses méthodes qui ont été employées pour connaître l'action toxique des différentes substances.

3° J'exposerai ensuite la méthode que j'ai suivie, puis j'aborderai l'étude expérimentale elle-même.

Définition et classification des actions toxiques.

Il faut d'abord préciser ce que l'on peut appeler toxicité d'un sel vis-à-vis d'un organisme quelconque. L'idée de toxicité implique tout naturellement l'idée de mort du protoplasme. Il est très difficile, de préciser le moment où le protoplasme meurt ; on est par suite obligé de se servir de certains caractères comme la perte de croissance, la perte de turgescence et la coagulation. Aucun de ces caractères ne devrait être pris isolément et c'est leur ensemble qui devrait être envisagé pour permettre de savoir si le protoplasme est mort.

D'autre part, en raison de la multiplicité des méthodes employées, il règne encore une grande confusion dans l'étude de la toxicité. Le terme de toxicité signifie pour certains auteurs que l'élément employé est incapable d'assurer la vie du végétal, tandis que, pour d'autres, il signifie simplement que le sel mis en présence de la cellule la tue rapidement.

Cherchons à préciser par un exemple les cas où l'on peut véritablement parler d'action toxique.

Supposons un végétal quelconque se développant dans un milieu nutritif approprié, un milieu complexe, par conséquent contenant un certain nombre de matières minérales nécessaires. Comment peut-on arrêter la végétation de l'organisme en expérience par la modification du milieu minéral dans lequel il se trouve ?

1° La première expérience que nous pouvons faire est de retirer les substances minérales et de placer l'organisme dans l'eau pure. En général, il peut se présenter deux cas. Si le végétal en expérience possède des réserves, si c'est, par exemple, une graine, il se développera d'une façon convenable, pendant un certain temps. Si l'organisme en question ne possède, au contraire, aucune réserve, si c'est une spore ou même un champignon inférieur en voie de croissance, il dépérira très rapidement (1).

Il est bien certain que dans ce dernier cas il n'y a pas à parler d'action toxique. La mort résulte de l'absence d'aliment.

(1) La mort sera constatée par la perte de turgescence ou par la coagulation.

2° Nous pouvons maintenant, dans la solution minérale, remplacer un élément par un autre, par exemple le potassium par le sodium, le lithium ou le rubidium, le calcium par le strontium, etc.

Dans certains cas, le végétal va se développer, il n'y aura donc pas à parler de toxicité.

Nous observerons quelquefois aussi un arrêt dans le développement du végétal ; nous ne pouvons pas dire *a priori* cependant si, dans ce dernier cas, la substance employée doit être considérée comme toxique. En effet, nous pourrons avoir affaire ici à deux modes d'action assez différents.

a) Le sel introduit dans la solution peut ne pas avoir un rôle physiologique suffisant pour remplacer l'élément nutritif que l'on avait enlevé ; dans ce cas, la plante se comportera, c'est un fait bien connu, comme si elle était placée dans l'eau pure. L'on sait, en effet, qu'un certain nombre d'éléments en certaines proportions sont nécessaires à la stabilité de l'albumine vivante. Il est assez rare qu'un élément nécessaire puisse être complètement remplacé par un autre, même chimiquement voisin.

Si, par conséquent, l'organisme en question ne possède pas de réserves, il mourra comme s'il se trouvait placé dans l'eau pure ; nous ne pourrons cependant pas ici parler de toxicité proprement dite, car c'est plutôt l'absence d'un élément nutritif qui a tué le protoplasme que la nouvelle substance ajoutée dans la solution. Il est à remarquer qu'un grand nombre de données imprécises sur la toxicité des divers composés tiennent précisément à ce que l'on ne s'est pas assez préoccupé de faire les distinctions précédentes.

b) Le sel ajouté dans la solution pour remplacer l'élément que nous avions retiré peut être véritablement toxique et avoir une action immédiate sur la cellule, par exemple en coagulant le protoplasme rapidement.

Ce procédé de remplacement d'un sel par un autre ne pourra donc pas nous aider à juger de la toxicité ou de la non-toxicité d'un sel.

3° Un meilleur procédé consistera à ajouter un sel à la solution dans laquelle se développe la plante.

Si elle continue à végéter normalement, il n'y aura pas, d'ordinaire, à parler de toxicité.

Si l'organisme est arrêté dans son développement, nous pourrons généralement dire que la toxicité de la substance employée existe ; seulement je dis généralement, car, en raison de la complexité des réactions qui peuvent avoir lieu dans la solution, la substance pourrait n'agir qu'en insolubilisant un élément utile, ce qui rentrerait dans le cas précédent.

La question est donc encore difficile à résoudre dans ce dernier cas.

4° Nous pouvons cependant nous placer dans des conditions meilleures, et d'ailleurs presque certaines, pour pouvoir affirmer la toxicité ou la non-toxicité d'une substance vis-à-vis d'un protoplasme donné. Il suffit, en effet, de placer un végétal possédant des réserves dans de l'eau pure à laquelle on ajoute la substance à étudier. De son développement ou de son non-développement ultérieur, nous pourrons juger de l'action toxique exercée par le sel.

Cette méthode, qui a été très souvent employée est, malgré sa simplicité, celle qui donne les meilleurs résultats ; la difficulté réside ici dans le choix des caractères indiquant la mort des cellules.

C'est cette méthode que j'emploierai par la suite, en la modifiant.

En résumé, la mort de la cellule pourra être due :

1° A des phénomènes d'ordre nutritif ;

2° A des phénomènes de toxicité véritable dans lesquels il y aura nettement une action nocive du sel sur la cellule.

Ici l'on a déjà distingué deux cas (1). Le sel peut agir : 1° en modifiant le milieu vivant de façon indirecte, par exemple en agissant sur les diastases ; nous aurons à faire ici à une toxicité lente ; 2° par une toxicité brusque, due à l'action du sel sur les albumines, par exemple à une action chimique ou une action coagulante. J'envisagerai seulement ce dernier cas, dans mes expériences, c'est-à-dire le cas d'un sel ayant une action immédiate sur la cellule.

D'ailleurs, en exceptant toutefois les bases telles que la

(1) Lœw divise les poisons en poisons chimiques (Salzbildung), poisons catalytiques et poisons de substitution. *Naturl. Syst. der Gifftwirkung*, 1887.

potasse ou la soude et un très petit nombre de sels, les substances qui ont une toxicité brusque sont précisément celles qui coagulent le protoplasme.

*
* *

Il est nécessaire maintenant que je fasse la remarque suivante afin de préciser encore ce qu'il faut entendre par toxicité dans mes expériences.

Le but de ces expériences sera de connaître non l'action du sel sur la cellule, mais l'action du sel sur le *protoplasme lui-même*. C'est ainsi qu'il faudra tenir compte de ce que les parois cellulaires inertes peuvent empêcher la pénétration de certains sels jusqu'au protoplasme ; au premier abord, il semblera que ces sels ne sont pas toxiques, même si leur toxicité vis-à-vis du protoplasme existe réellement. C'est pourquoi il nous sera difficile d'étudier l'action toxique des différentes substances sur les organes à l'état de vie ralentie qui possèdent en général des membranes inertes relativement épaisses et souvent peu perméables aux sels.

Méthodes employées pour rechercher l'action toxique des différents sels.

Ayant établi ainsi ce que j'appelle toxicité, voyons quelles sont les méthodes employées pour déterminer la toxicité d'une substance.

Les divers auteurs se sont basés sur un grand nombre de méthodes différentes pour décider de la toxicité ou de la non-toxicité d'un composé. Non seulement les matériaux sur lesquels ils ont opéré sont très variés, mais encore les caractères employés pour reconnaître l'action toxique sont très différents, de sorte que les résultats paraissent au premier abord extrêmement complexes ; cependant nous verrons que les choses peuvent se simplifier de façon considérable. La première distinction à faire sera évidemment de séparer les phénomènes de mort de la cellule dus à une nutrition défectueuse des phénomènes de toxicité dus à l'action propre d'un agent quelconque ; cette distinction est d'ailleurs impossible à faire lorsque l'on emploie certaines méthodes.

Un grand nombre de matériaux différents ont servi à l'étude de la toxicité ; on a opéré tantôt avec des champignons inférieurs, tantôt avec des algues ou des plantes supérieures, quelquefois même on s'est adressé à des organes à l'état de vie latente, à des graines, à des spores, à des œufs.

Il a fallu prendre certains caractères pour pouvoir décider de la toxicité d'un sel vis-à-vis de l'organisme étudié. Ces caractères ont été tantôt l'arrêt de la croissance, tantôt la mort de la cellule, que l'on déterminait soit par la perte de turgescence, soit par la perte de la semi-perméabilité, etc.

La perte de la faculté germinative a aussi été utilisée dans le cas de la recherche de la toxicité des différents sels vis-à-vis des spores par exemple.

Je passerai d'abord en revue les principales méthodes employées, en signalant leurs avantages et leurs inconvénients. Il me sera, bien entendu, impossible d'entrer dans le détail de ces méthodes, je me bornerai à signaler les résultats actuellement bien établis.

Détermination de la toxicité d'un sel par son action sur les champignons inférieurs.

C'est ici la plus mauvaise méthode que l'on puisse trouver pour déterminer la toxicité d'un composé quelconque. En effet, nous opérons d'abord sur un milieu nutritif complexe, de sorte que le sel employé peut être transformé ou peut précipiter un élément utile. Nous opérons ensuite sur un végétal ne possédant pas de réserves ; il s'ensuit, comme je l'ai indiqué précédemment, qu'il pourra régner une grande confusion ; il sera difficile de savoir si la toxicité provient de la modification des phénomènes de nutrition ou si le sel employé a une action propre.

En outre, le caractère employé pour reconnaître l'action toxique du sel sur le végétal sera défectueux ; il sera surtout tout à fait mauvais lorsque l'on prétendra juger de l'action toxique d'un sel employé d'après le poids de la récolte obtenue. Il n'y a en effet, *a priori*, aucune raison pour que ce parallélisme existe.

Il règne dans les travaux relatifs à l'étude de la toxicité

par ce procédé une grande confusion qui tient pricipalement aux deux points suivants :

1° L'on a admis, par exemple, quelquefois qu'un sel qui ne pouvait en remplacer un autre était toxique. Il y a évidemment ici une erreur ; j'ai suffisamment insisté sur ce point pour n'avoir pas à y revenir.

2° On a admis qu'un sel ajouté en excès à la solution nutritive, produisant soit la mort soit la diminution de poids de la récolte était toxique. J'ai déjà indiqué que cela pouvait tenir uniquement à des réactions complexes.

Si nous nous en tenions aux résultats fournis par cette méthode, nous devrions forcément rester dans le vague, la toxicité d'un composé dépendant en grande partie de la composition de la solution nutritive. Nous verrions aussi des anomalies curieuses. Le cuivre, par exemple, qui est toxique vis-à-vis d'un grand nombre de champignons, ne serait pas très toxique pour le *Penicillium* cultivé dans du liquide de Raulin (1). Ici nous avons vraisemblablement deux phénomènes : le cuivre se trouve dans la solution sous forme de molécules complexes ; en outre, il est probable que la membrane du champignon a une imperméabilité, ou plutôt, d'après ce que nous avons vu précédemment, une résistance particulière vis-à-vis du sel de cuivre qui ne pénètre évidemment pas à l'état de sel minéral dans l'intérieur de la cellule.

J'ai donné cet exemple, entre un grand nombre, pour montrer que la méthode précédente n'est, somme toute, pas applicable.

Détermination de l'action toxique d'un sel par son action sur des organes à l'état de vie latente.

L'on s'est très souvent adressé à des spores, à des œufs ou à des graines. Ici, le signe indiquant l'action toxique basé sur la perte de la faculté germinative, est évidemment assez précis. Seulement cette méthode me semble présenter un assez grave défaut. Les résultats obtenus dépendront de deux choses : d'a-

(1) Au sujet de l'action antitoxique de complexes formés, comme dans le liquide de Raulin, d'éléments carbonés et de sels divers, voir le travail très documenté de Le Renard (*Journal de Botanique*, 1907-1908).

bord de la sensibilité du protoplasme aux sels employés, c'est évidemment ce que nous recherchons dans l'étude de la toxicité. Ils tiendront, en outre, à la nature de la membrane de la graine ou de la spore, principalement à sa perméabilité pour le sel employé, de sorte que la méthode ne nous indiquera pas, somme toute, uniquement l'action du sel sur le protoplasme. Un sel, qui serait extrêmement toxique dans les conditions ordinaires, s'il était introduit dans le protoplasme, pourra ne plus l'être simplement en raison de la nature particulière de la membrane inerte qui entoure l'organe à l'état de vie ralentie.

L'on a, de plus, voulu chercher un parallélisme entre la quantité de spores qui germent et l'action toxique, et exprimer la toxicité par le nombre de spores tuées. Il n'est pas bien sûr qu'il n'y ait ici une proportionnalité à chercher.

Détermination de l'action toxique d'un sel par son action sur les Algues et les Bactéries.

Ici, les organes n'étant pas entourés de membranes spécialement épaisses, jusqu'à un certain point la toxicité pourra être attribuée à l'action du sel sur le protoplasme lui-même. Un grand nombre de recherches ont été effectuées dans cette voie ; l'on a pu déterminer ainsi la quantité de substance nécessaire pour tuer un poids de végétal donné. Ces expériences ont souvent eu lieu en plaçant les végétaux, les algues par exemple, dans l'eau pure, et en ajoutant le sel à étudier. Il est remarquable de constater que les résultats fournis par cette méthode ne différeront pas beaucoup dans ce dernier cas, malgré la différence des végétaux employés, de ceux fournis par l'étude de la toxicité des sels vis-à-vis des plantes supérieures.

C'est bien une preuve que les réactions du protoplasme à l'égard des toxiques minéraux ne sont pas sensiblement différentes, même chez des organismes très éloignés. C'est aussi une preuve que les différences observées dans l'action toxique d'un même sel vis-à-vis des différents organismes tiennent bien plutôt à la méthode employée qu'à des différences existant entre le protoplasme des cellules des différents végétaux.

Détermination de la toxicité d'un sel par son action sur un végétal supérieur.

Ici les résultats sont, en somme, analogues aux résultats obtenus avec la méthode précédente. Cette méthode a été employée depuis longtemps, par un grand nombre d'auteurs. En dépit de sa simplicité, c'est celle qui a donné les résultats les plus nets. Comme c'est celle que j'emploierai ultérieurement, je m'en vais donner à son sujet quelques détails complémentaires.

L'on sait dans l'ensemble quels sont les corps toxiques vis-à-vis des plantes supérieures. Il ne faut donc pas s'attendre à ce que je reprenne des expériences ayant pour but uniquement de déterminer la toxicité relative des divers composés. On sait parfaitement que la plupart des métaux lourds sont toxiques, que les sels alcalins et alcalino-terreux à part les iodures, les chromates, les manganates, etc., et les sels de baryum, le sont relativement peu. Les incertitudes existent plutôt lorsqu'on envisage la toxicité des composés du glucinium, de l'aluminium, même à l'égard des végétaux supérieurs, les divers auteurs assignant à ces corps des toxicités très différentes.

Ces différences de vues proviennent uniquement de la méthode employée pour déterminer la toxicité. Je vais donc passer en revue les différents caractères employés. Je m'occuperai ensuite de la mesure de la toxicité et enfin des résultats généraux.

Caractères employés comme signes de toxicité. — Les caractères employés par les premiers auteurs n'étaient pas bien nets. Ils signalaient simplement le dépérissement de la plante pour une certaine quantité de substance toxique employée, sans chercher à préciser l'organe atteint par le poison (1).

Les principaux caractères employés par la suite ont été :

1° Le ramollissement de la racine ;

2° L'arrêt de la croissance ;

3° Le flétrissement des organes aériens, quoique ce dernier

(1) C'est ainsi qu'ont opéré : Meissener, 1817. — Marcet, 1825. — Gœppert, 1825. — Bouchardat, 1843. — Chatin, 1845-53, etc.

signe en particulier, pris indépendamment des autres, n'ait pas donné lieu, à ma connaissance, à une étude d'ensemble.

Il m'est impossible de citer tous les travaux qui ont été faits dans cet ordre d'idées. Parmi les plus complets, je citerai principalement les recherches de Nobbe, Knop, Haselhoff, Beneke, Coupin (1).

La toxicité a pu, dans bien des cas, être exprimé par un chiffre.

1° L'on a quelquefois exprimé par un chiffre la concentration limite pour laquelle un sel était toxique, c'est-à-dire la concentration limite pour laquelle le sel pouvait soit arrêter la croissance d'une plante, soit ramollir les racines. Cette méthode a été la plus fréquemment employée.

2° On a pu déterminer l'équivalent toxique d'un sel, c'est-à-dire la quantité de substance qui, dissoute dans 100 centimètres cubes d'eau distillée, tuait la plante (2).

3 Certains auteurs ont aussi cherché à établir, spécialement dans le cas des métaux lourds, qu'elle était la quantité de subtance nécessaire pour tuer un poids de substance vivante donnée.

Résultats. — Outre les questions relatives à la dissociation, à l'action toxique envisagée comme une propriété additive des radicaux de la molécule, et à l'équilibre entre les ions, que j'ai développées précédemment, certains résultats généraux sont bien acquis actuellement.

a. La toxicité d'un sel dépend de sa concentration ; pour une forte concentration, tous les sels peuvent être toxiques ; pour une faible concentration, tous les sels peuvent perdre leur toxicité. Je montrerai qu'il y a à faire des restrictions sur ce dernier point.

b. Pour certains sels, les sels des métaux lourds en particulier, la toxicité dépend de la quantité de substance employée. C'est ce qui résulte des recherches de Devaux, de Bokorny (pour les Algues), etc. (3).

(1) Nobbe, *Jahrb. f. Wiss. bot.*, XXVIII, 508, 1895. — Knop, *Ber. sächs. Gesells.* Leipzig, XXXV, p. 39, 1885. — Haselhoff, *Land. u. Jahrb.*, XXII, 862, 1893. — Beneke, *Jahrb. f. wiss. bot.*, XXVIII, 508, 1895. — Coupin, *C. R.*, CXXVII, 977, 1898 ; *C. R. Soc. Biol.*, LIII, 498, 609, 534, 551, 569, 1903.

(2) Coupin, *Assoc. f. avanc. Sciences*, p. 631, 1900.

(3) Devaux, *C. R.*, CXXXII, 717, 1901. — Bokorny, *loc. cit.*

Expériences relatives à la recherche de la toxicité des différents sels. — Courbes de toxicité.

But. — Le but de ces expériences a été de suivre la marche de la toxicité dans ses détails. On sait déjà que dans la toxicité il faut envisager :

1° La concentration du sel ;

2° La quantité de substance offerte.

J'ai particulièrement étudié, en outre, le temps au bout duquel une substance est toxique vis-à-vis du protoplasme. C'est ce qui me permettra d'ailleurs de construire des courbes qui représenteront les variations de toxicité en fonction du temps et de la concentration de la solution.

J'aurai soin de prendre plusieurs caractères comme signes de toxicité, et construirai plusieurs courbes pour un même sel, ce qui nous donnera une certitude plus grande.

Comme, d'autre part, nous connaissons, d'après les chapitres précédents, la pénétration du sel dans le protoplasme et son action coagulante, nous verrons que nous pourrons, après cette étude, nous faire une idée au moins approximative, de la nature de l'action toxique.

Méthode. — La méthode consiste naturellement à placer un végétal dans une solution donnée, plasmolysante ou non, puis à le retirer et à le remettre dans l'eau pure. Dans le cas où l'on a employé une solution plasmolysante, il faut, bien entendu, opérer la déplasmolyse de façon lente, ce qui peut se faire en plaçant la racine dans des concentrations de chlorure de sodium de plus en plus faibles.

Les racines, retirées des solutions et placées dans l'eau pure, sont observées au bout de deux heures. Elles sont tantôt turgescentes, tantôt molles.

Elles sont observées trois jours après, de sorte que nous pouvons, parmi les racines qui ont repris leur turgescence, distinguer celles qui ne se sont pas accrues et celles qui se sont développées normalement. On conçoit ainsi que pour chaque sel, l'on puisse construire deux courbes, l'une indiquant la perte des facultés de croissance de la racine, l'autre la perte de la turgescence. Nous verrons que la comparaison

de ces deux courbes sera instructive dans bien des cas (1).

Un certain nombre de précautions sont nécessaires, comme je l'ai dit : 1° il faut effectuer la déplasmolyse de façon lente ; 2° il faut que la plante reste tout le temps dans une solution possédant la même concentration, car c'est non l'influence de la quantité de substance que j'étudie, mais l'influence de la concentration de la solution. L'on sait parfaitement que pour les sels des métaux lourds, employés à des concentrations très faibles, la quantité de substance dissoute diminue très rapidement en raison d'une sorte de fixation du sel par le protoplasme mort et les membranes.

Il est donc nécessaire que nous placions la plante, lorsqu'on envisage la toxicité de solutions étendues, dans des solutions que l'on renouvelle chaque jour.

Ordre général des recherches. — L'ordre dans lequel j'envisagerai les substances toxiques sera le suivant. J'étudierai 1° les substances qui pénètrent dans le protoplasme, ce seront les sels formés de cathions de métaux alcalins et alcalino-terreux et de magnésium unis à des anions tels que Cl, Br, I, SO^4, AzO^3, etc. ; 2° les acides et les bases, spécialement l'acide chlorhydrique, la potasse et la soude qui, comme on le sait depuis longtemps, pénètrent facilement dans le protoplasme ; 3° les sels qui ne pénètrent pas dans le protoplasme, du moins lorsqu'ils sont employés à une faible concentration, c'est-à-dire les sels des métaux lourds, puis les sels d'aluminium, de glucinium et les sels des métaux des terres rares qui, vraisemblablement, ne pénètrent pas dans le protoplasme, quoiqu'il m'ait été impossible, jusqu'à présent, d'en donner pour tous une preuve absolue.

Nous verrons qu'au moyen des courbes de toxicité, nous pourrons grouper les corps en diverses catégories, qui, dans leur ensemble, tiendront compte des divisions indiquées ci-dessus.

(1) Ces courbes ne constituent qu'un moyen pratique pour représenter et comparer les phénomènes toxiques dans leur ensemble, car les échelles prises sont forcément arbitraires. Il ne faut donc pas y attacher d'autre importance qu'à un schéma commode.

J'aurai pu dresser une troisième courbe en employant la coagulation comme signe de toxicité; cette courbe se rapprocherait fort de celle de la perte de turgescence.

Etude de la toxicité des sels qui pénètrent dans le protoplasme à une faible concentration.

Les sels qui pénètrent dans le protoplasme, même à une faible concentration, sont, comme nous l'avons vu, les sels alcalins et alcalino-terreux et les sels de magnésie dont les anions sont Cl, Br, AzO^3, SO^4, etc. D'après un grand nombre d'études antérieures effectuées par différents auteurs, nous trouvons parmi ces sels : 1° des sels nutritifs proprement dits ; 2° des sels inoffensifs, bien qu'ils ne soient nullement capables de remplacer les éléments utiles ; 3° des sels toxiques véritables.

Mes expériences antérieures montrent, de plus, que ces sels comprennent : 1° des sels qui traversent aisément le protoplasme, ce sont les sels de potassium, sodium, rubidium, lithium, calcium, strontium, magnésium, etc, ; 2° des sels qui traversent difficilement le protoplasme, ce sont les sels du baryum, de cæsium et les iodures. Remarquons que ces derniers sont toxiques. Commençons par l'étude des sels pénétrant aisément dans le protoplasme.

Sels pénétrant aisément dans le protoplasme. — Prenons tout d'abord comme type le chlorure de calcium. J'ai suffisamment expliqué précédemment comment les courbes pouvaient être obtenues. La courbe ci-après (fig. 2) indique donc l'action du chlorure de calcium.

Quels sont les principaux résultats obtenus ?

1° Nous voyons d'abord qu'à la concentration normale, le sel est toxique assez rapidement ; c'est d'ailleurs un fait connu. Ceci est bien dû à la plasmolyse car, dès que la concentration plasmolysante n'existe plus, l'action toxique se fait sentir bien moins rapidement. C'est d'ailleurs ce qu'indique l'inflexion de la courbe vers la concentration 1/5 n.

2° Nous voyons, ce qui est bien connu encore, qu'il existe une limite pour l'action toxique, qui est voisine de 1/10 n.

3° Les deux courbes de perte de croissance et de perte

de turgescence, qui dès le début sont assez éloignées, se rapprochent au contraire dès que la concentration n'est plus plasmolysante et deviennent horizontales.

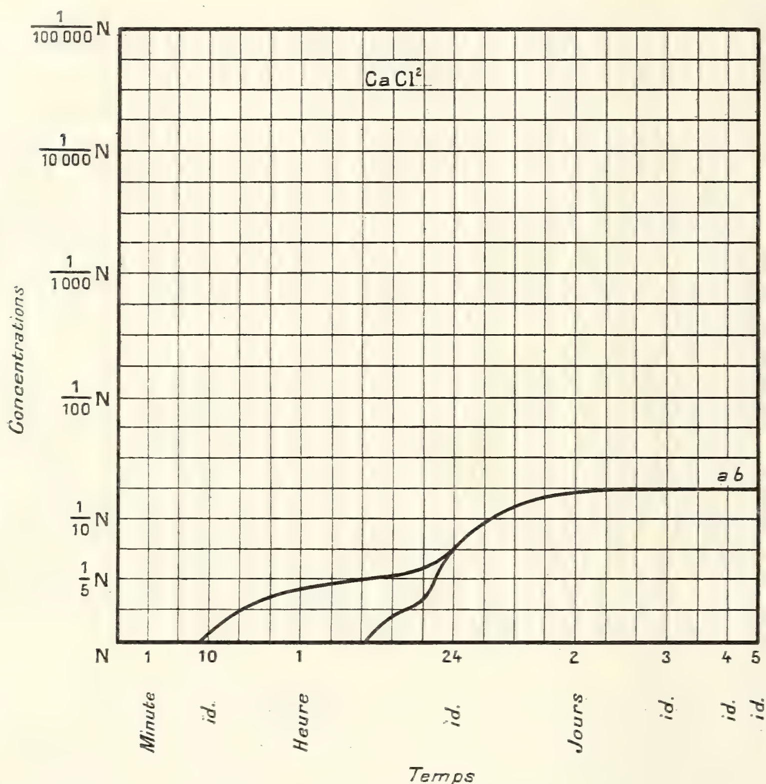


Fig. 2. — Courbe de toxicité de $CaCl^2$; *a*, courbe de perte de croissance ; *b*, courbe de perte de turgescence.

4° Comme le sel, aussi bien pour les fortes que pour les faibles concentrations, pénètre dans le protoplasme, il est donc possible de se rendre compte ici de l'action du sel sur le protoplasme lui-même et c'est bien l'action toxique véritable que nous avons étudiée.

Avec les autres sels alcalins et alcalino-terreux, qui, unis aux radicaux Cl, AzO^3, SO^4, etc., pénètrent aisément dans le protoplasme, les résultats sont analogues dans leur ensemble. La limite supérieure de toxicité est ce qui varie le plus : avec le lithium elle se trouve à environ 1/200 n., et avec le potassium 1/10 n. On peut trouver un certain nombre d'intermédiaires

si l'on s'adresse à NaCl, AzH^4Cl, etc. Le reste de la courbe est analogue (1).

Le point d'inflexion qui correspond à la concentration plasmolysante varie seul selon que le sel employé est dissociable en un plus ou moins grand nombre d'ions, par exemple l'inflexion se trouve plus bas avec le chlorure de calcium qu'avec le chlorure de potassium.

Quant au temps nécessaire pour que l'action toxique se produise, il est à peu près le même pour les différents sels employés.

Sels qui pénètrent difficilement dans le protoplasme. — Nous savons déjà que les sels alcalins et alcalino-terreux, qui pénètrent difficilement dans le protoplasme, sont toxiques.

Je donnerai la courbe obtenue avec le chlorure de baryum.

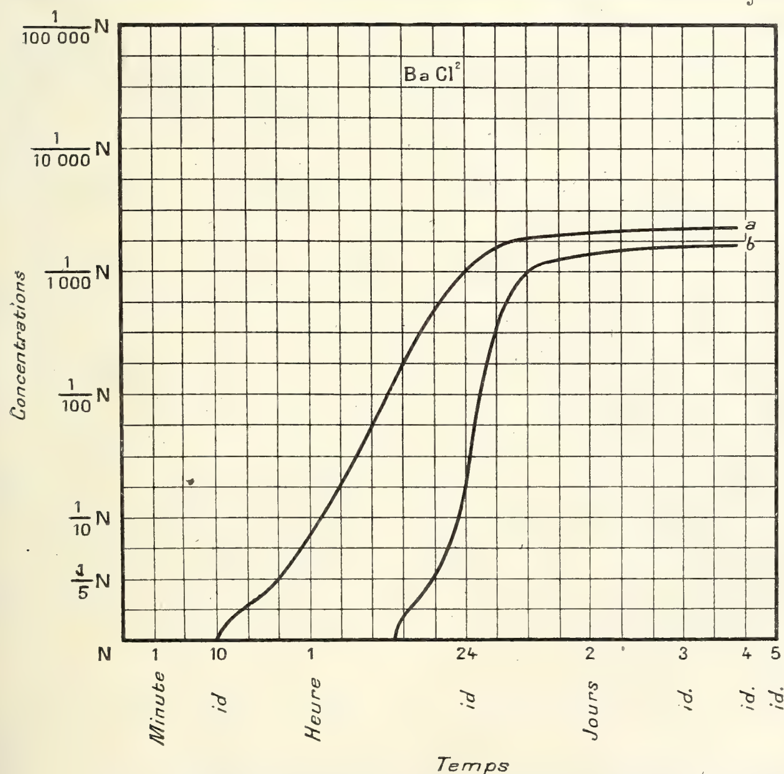


Fig. 3. — Courbes de toxicité de $BaCl^2$; *a*, courbe de perte de croissance ; *b*, courbe de perte de turgescence.

(1) Les sels alcalins et alcalino-terreux ne sont toxiques que dans le cas où l'anion est formé par un radical toxique comme par exemple CrO^4, MnO^4, F, I, etc. Les chromates, bichromates, permanganates semblent ne pas pénétrer dans le protoplasma.

Nous remarquons qu'ici la première partie de la courbe est très analogue à la courbe obtenue avec les sels alcalins; seulement la limite de toxicité est ici très élevée, puisqu'elle est supérieure à 1/1500 n.

Remarquons que les deux courbes de perte de croissance et de perte de turgescence ne sont plus confondues comme dans le cas des sels alcalins et alcalino-terreux qui pénètrent dans le protoplasme pour de faibles concentrations. Les divers sels de Ba ont une courbe de toxicité analogue.

Tel que l'indique sa courbe, l'iodure de potassium a une toxicité bien différente.

1° La toxicité est très rapide, puisque à la concentration normale, elle s'effectue en moins d'une minute;

2° Les deux courbes sont très rapprochées dès le début et s'écartent ensuite ;

3° Pendant le temps de l'expérience, qui n'a pas dépassé une dizaine de jours, les deux courbes se sont écartées et ne sont jamais devenues horizontales.

C'est donc un type bien spécial de toxicité auquel nous avons affaire ici.

Si nous envisageons les propriétés des sels précédents vis-à-vis du protoplasme, nous voyons de suite que la toxicité suit l'ordre de pénétration des sels dans le protoplasme : de manière générale, les sels qui pénètrent peu sont toxiques.

On peut conclure dans l'ensemble que les sels alcalins et alcalino-terreux qui pénètrent facilement dans le protoplasme ne sont toxiques qu'en raison de leur concentration. C'est ce que montre le rapprochement des courbes de perte de croissance et de perte de turgescence au-dessus de la concentration plasmolysante. Il n'en est pas de même pour les sels de baryum et les iodures.

La quantité de substance n'a pas d'influence nette sur la toxicité, puisque les courbes deviennent horizontales pour une certaine concentration limite, au-dessous de laquelle la toxicité ne se fait plus sentir. Les iodures font peut-être exception.

Les radicaux acides ou basiques conservent dans les diverses molécules une valeur toxique sensiblement constante.

C'est ici la constatation, faite d'ailleurs par certains auteurs, que, dans l'ensemble, la toxicité est une propriété additive des radicaux qui entrent dans le molécule.

Toxicité des acides et des bases.

Un grand nombre de travaux ont été effectués pour connaître la toxicité des acides et des bases. Or, la nature de leur action n'a pas semblé aux auteurs de nature essentiellement différente de celle des métaux alcalins et alcalino-terreux, et de celle des corps saturés en général ; ils ont ainsi souvent parlé de la toxicité des radicaux H et OH (1). Pourtant, s'ils avaient pu suivre par des courbes la marche de l'action toxique dans les différents cas, ils n'auraient pu commettre cette erreur (2).

Je donne ici (fig. 4) la courbe de toxicité de la potasse ; les résultats obtenus avec la soude et l'ammoniaque sont analogues.

Nous voyons d'abord certaines particularités fondamentales :

1° La toxicité est immédiate pour les fortes concentrations ;

2° Il n'y a pas d'inflexion due à la plasmolyse ;

3° La toxicité limite est basse ; pour la soude et la potasse elle est voisine de 1/200 n.

Donc, nous avons une substance dont la limite supérieure de toxicité est analogue à celle du lithium, et qui cependant, présentée en grande concentration à la cellule, la tue immédiatement. Il est à remarquer que les sels les plus toxiques vis-à-vis de la cellule ont toujours un seuil dans l'action toxique plus grand que celui de ces corps non saturés.

La toxicité d'un acide ne peut être prévue d'après la toxicité de son anion ou de son cathion dans les autres composés,

(1) Il est difficile de comparer la toxicité de ces corps à affinités chimiques violentes avec la toxicité des sels : employés à une forte concentration ils détruisent brusquement les albumines. On sait que la potasse dissout le protoplasma.

(2) Un grand nombre d'auteurs ont parlé de la toxicité des ions ou des radicaux H et OH, ce sont principalement : Paul et Krönig, *Zeit. Phys. Chem.*, XXI, p. 414, 1896. — Kahlenberg et True, *Bot. Gaz.*, XXII, p. 81, 1896. — Heald, *Bot. Gaz.*, XXII, p. 125, 1896. — Kahlenberg et Austin, *Bot. Gaz.*, IV, p. 553, 1900. — F. A. Lœw, *Science*, XVIII, p. 305, 1903, etc.

comme on pourrait le faire avec un sel saturé. En effet, pour prendre un exemple, dans HCl, l'ion Cl n'est certainement pas toxique dans aucun cas, l'ion H ne l'est pas non plus, par

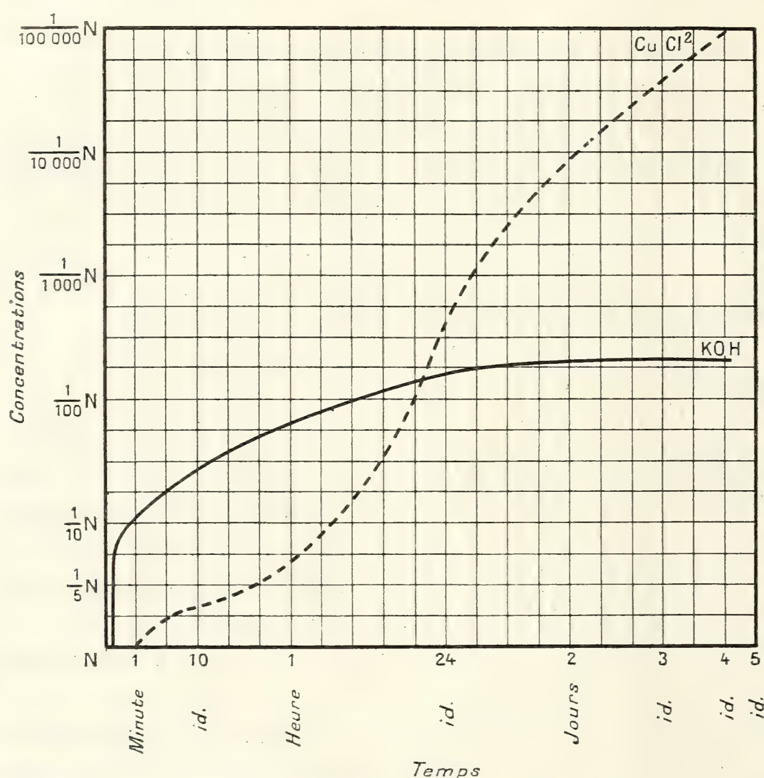


Fig. 4. — Courbe de toxicité de KOH. Trait plein pointillé courbe de toxicité de $CuCl^2$.

exemple dans les phosphates acides, ce qui n'empêche pas l'acide chlorhydrique d'être très toxique.

La toxicité des acides tient aux caractères acquis par la molécule en raison de sa non-saturation et n'a aucun rapport avec la toxicité des sels.

Il n'y a bien nettement à envisager pour le cas des acides et des bases dans l'action toxique, que des changements chimiques apportés brusquement dans le protoplasme. C'est uniquement une action chimique qu'il faut envisager. Il n'y a donc pas à parler d'action spécifique des ions H et OH ou de ces mêmes radicaux si on pense que la dissociation n'a aucune influence.

Toxicité des sels qui ne pénètrent pas dans le protoplasme à une faible concentration.

1° *Métaux lourds.* — Nous savons déjà que l'action toxique des sels des métaux lourds n'est pas immédiate; ces sels ont une toxicité élevée, qu'il est possible de prévoir par les expériences de différents auteurs; il est difficile de leur assigner une limite de toxicité supérieure, attendu que la concentration de la solution dans laquelle plongent les racines baisse sans cesse, en raison d'une sorte de fixation du sel par le protoplasme mort et les membranes inertes. Il est donc vraisemblable que si l'on ajoutait du sel dans la solution extérieure, de façon à ce que la concentration reste constante, la limite de toxicité s'élèverait progressivement. J'ai dû, dans les expériences qui suivent, tenir compte des faits précédents et garder les racines dans des solutions de concentrations sensiblement constantes, en changeant les liquides toutes les 24 heures.

J'ai déjà indiqué que, suivant qu'ils précipitaient ou ne précipitaient par les solutions albuminoïdes inertes, les sels des métaux lourds étaient plus ou moins toxiques.

Sels précipitant l'albumine. — Je donne ci-dessous (fig. 5) les courbes produites par l'action du sulfate de fer sur la racine. Nous voyons que nous observons :

1° une latence dans l'action toxique;

2° un point d'inflexion ;

3° une toxicité considérable à laquelle on ne peut assigner de limite supérieure précise ;

4° Les courbes, rapprochées pour de fortes concentrations, s'éloignent à mesure que la concentration diminue, du moins pendant les premiers temps.

Des résultats analogues sont obtenus avec les différents sels de fer, de zinc, de cuivre, etc. Les différences se trouvent dans la période de latence de l'action toxique qui est beaucoup plus courte pour les sels de cuivre, par exemple, que pour les sels de fer.

Sels ne précipitant par l'albumine. — Ce sont les sels de manganèse. Leur action toxique, cependant assez considérable, est bien inférieure à celle des autres métaux lourds. La

comparaison de leurs courbes montre : 1° une période de latence bien plus grande dans l'action toxique; 2° une limite

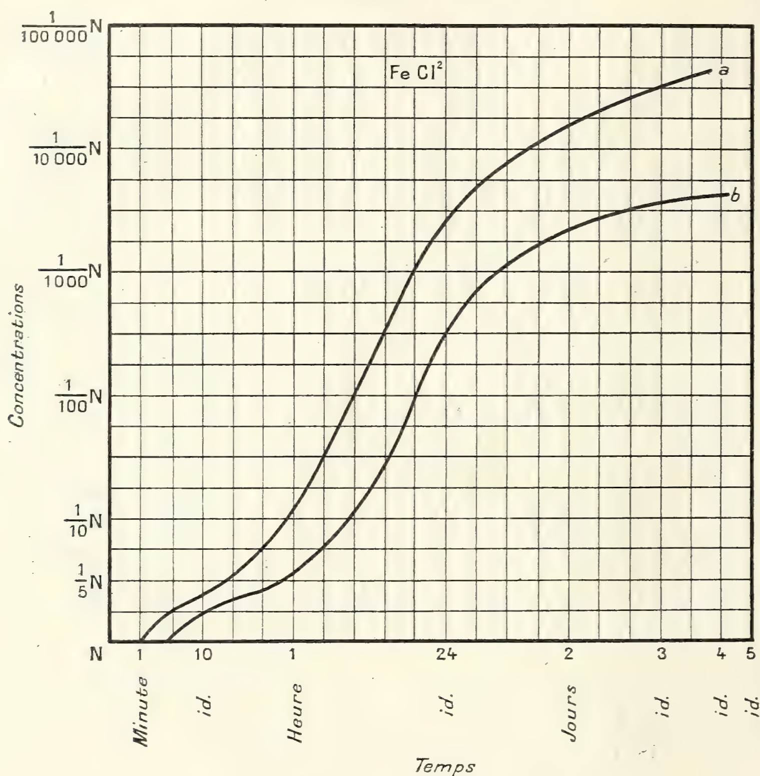


Fig. 5. — Courbe de toxicité de $FeCl^2$; *a*, courbe de perte de croissance; *b*, courbe de perte de turgescence.

supérieure de toxicité nette, car la courbe devient sensiblement horizontale pour de très faibles concentrations.

Conclusions relatives à la toxicité des métaux lourds. — La toxicité est ici nettement sous la dépendance du cathion, c'est-à-dire que, dans un sulfate, un azotate, etc., d'un sel d'un métal lourd, l'action toxique est évidemment imputable au métal lui-même. Cependant, si nous unissions le métal à un radical acide toxique par lui-même, la toxicité serait augmentée de ce fait.

Les deux courbes que nous avons construites, qui sont toujours analogues dès le début, s'éloignent par la suite, mais que nous prenions l'une ou l'autre pour nous rendre compte

de l'action du sel employé, les résultats seront les mêmes.

Je ne m'étends pas sur la période de latence nécessaire pour produire l'action toxique, ni sur l'inflexion de la courbe qui correspond à peu près au moment où le sel, en raison de sa pression, pénètre dans les tissus, car ici, nous l'avons vu, il s'agit très nettement d'un phénomène de modification de la membrane protoplasmique.

Ce sur quoi j'attirerai plus particulièrement l'attention, c'est que la toxicité est, peut-on dire, indéfinie dans le cas de sels ayant une action sur les albuminoïdes inertes, tandis qu'il y a une limite supérieure à la toxicité pour les sels qui n'ont aucune action sur l'albumine. C'est, du moins, ce qui résulte jusqu'à présent de la comparaison de l'action toxique des sels de manganèse qui ne coagulent pas l'albumine avec l'action toxique des sels des autres métaux lourds qui coagulent l'albumine. Remarquons, de plus, que la toxicité est ici également une propriété additive des radicaux.

2° *Sels d'aluminium de glucinium, et des métaux des terres rares.* — Je groupe ici un certain nombre de sels qui ont des propriétés analogues au point de vue de la toxicité. Je rappellerai que, pour certains d'entre eux, j'ai pu donner la preuve qu'il ne pénétraient pas dans le protoplasme, tandis que pour d'autres, je ne suis arrivé à aucune conclusion certaine. Cependant, à cause de l'analogie des substances étudiées, il est vraisemblable que les corps compris dans le groupe examiné maintenant ne pénètrent pas dans le protoplasme. La preuve directe expérimentale est cependant encore à faire pour un grand nombre d'entre eux.

Je rappellerai en outre que toutes ces substances coagulent les albuminoïdes inertes, mais seulement lorsqu'on les emploie à de faibles concentrations puisque le précipité se redissout dans un excès de réactif. Elles coagulent de même le protoplasme.

Adressons-nous d'abord à l'aluminium. La toxicité, au premier abord, semble varier beaucoup avec les différents composés; c'est ce qui a donné lieu à des erreurs.

Si, par exemple, nous nous adressons au chlorure d'aluminium, et que nous prenions comme signe de toxicité le

ramollissement de la racine et si nous n'observons le sujet que pendant quelques jours, le sel employé nous paraîtra fort peu toxique. Si au contraire, nous employons le sulfate d'aluminium, ce sel semblera tout de suite extrêmement toxique.

En faisant les deux courbes pour chaque sel, c'est-à-dire les courbes de perte de croissance et les courbes de perte de turgescence, nous verrons, en prolongeant l'expérience pendant un certain temps, que les résultats, somme toute, sont très analogues avec les deux substances envisagées.

Adressons-nous d'abord au chlorure d'aluminium. La courbe construite ci-dessous peut être interprétée comme il suit :

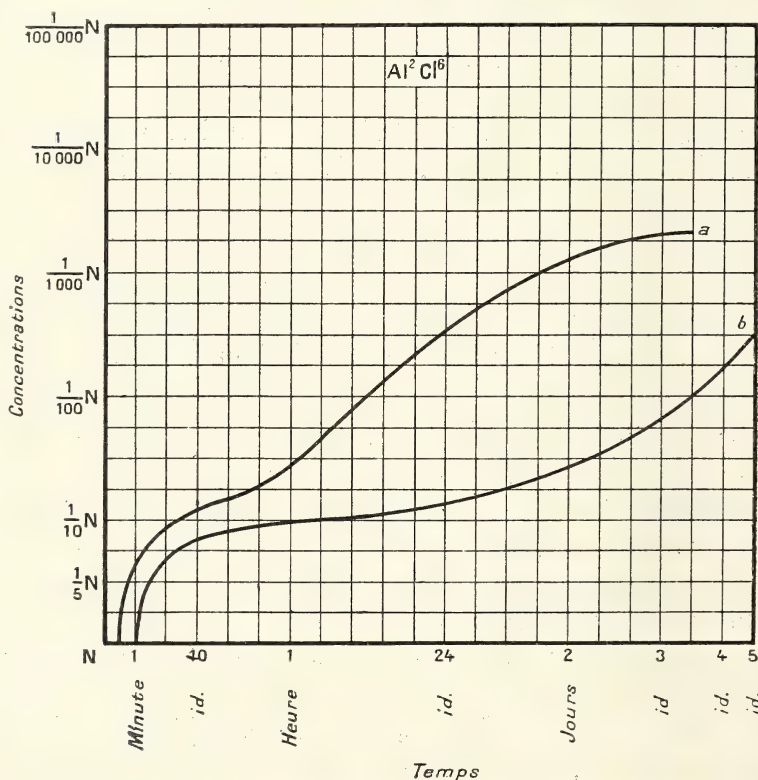


Fig. 6. — Courbe de toxicité de Al^2Cl^6 ; *a*, courbe de perte de croissance : *b*, courbe de perte de turgescence.

1° La toxicité est extrêmement forte pour des concentrations élevées, le seuil est plus petit que dans les courbes de toxicité d'un grand nombre de métaux lourds. Ceci nous montre de suite que le sel envisagé est toxique.

2° Une fois le point d'inflexion passé, les deux courbes s'éloignent de façon considérable, c'est-à-dire que la racine perd la faculté de croître, mais ne se ramollit pas. D'ailleurs, elle semble rester vivante pendant un certain temps, car le protoplasme n'est pas coagulé.

3° Les deux courbes se rapprochent au bout d'une dizaine de jours. Ceci signifie que la racine, qui a perdu ses facultés de croissance, se ramollit au bout d'un certain temps.

Examinons ensuite la courbe de toxicité du sulfate d'aluminium :

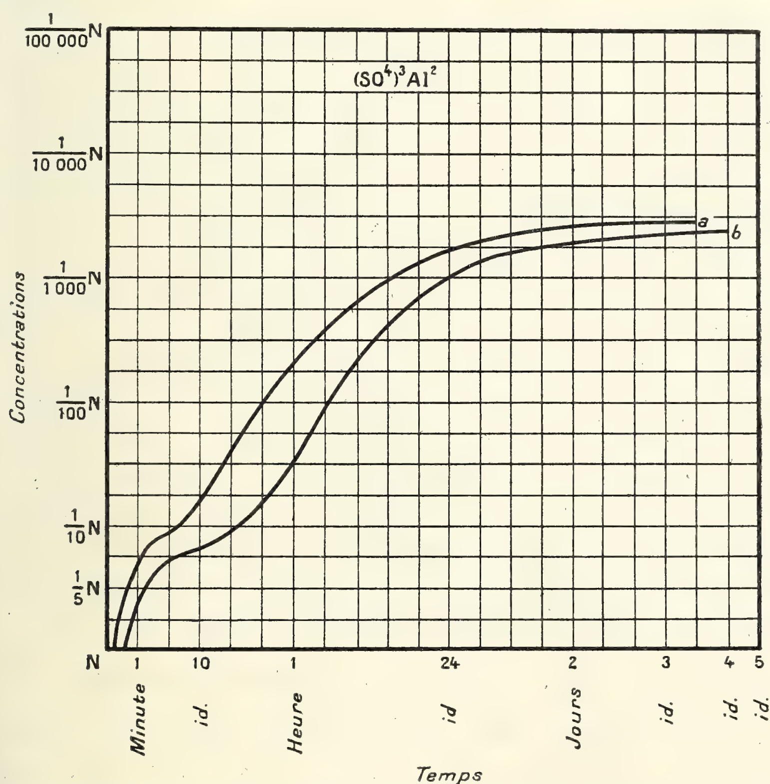


Fig. 7. — Courbe de toxicité de Al^2 $(SO^4)^3$; *a*, courbe de perte de croissance ; *b*, courbe de perte turgescence.

1° Aux fortes concentrations, la toxicité est considérable.

2° Les deux courbes ne s'éloignent ici que très peu, ce qui signifie que le ramollissement et la perte de croissance sont presque simultanés ; les deux courbes finissent par presque se rejoindre.

La comparaison des courbes montre que la toxicité du sulfate et du chlorure d'aluminium est très analogue, pour les fortes et pour les faibles concentrations; ce n'est que pour les concentrations intermédiaires que l'on observe une différence, presque uniquement d'ailleurs pour la courbe de turgescence ; les deux sels sont donc extrêmement toxiques.

A quoi tient cette différence de toxicité entre deux sels d'un même métal? Elle n'est pas imputable aux anions qui, eux, ne sont pas toxiques. Il nous suffira de constater ici que la toxicité du sel ne peut être complètement prévue à l'avance en tenant compte de la toxicité des radicaux les divers sels.

Nous ne constatons plus ici que la toxicité soit absolument une propriété additive de l'anion et du cathion du sel employé puisque les courbes de perte de croissance sont très différentes. Des résultats analogues sont fournis par les sels de glucinium et par un grand nombre de sels des métaux des terres rares, les résultats sont même pour ainsi dire identiques, à part la limite supérieure de toxicité qui varie un peu. Le sulfate et le chlorure de glucinium ont respectivement des courbes analogues à celles du sulfate et du chlorure d'aluminium.

Qu'y a-t-il donc à conclure ici ? Tous les sels étudiés, sels d'aluminium, de glucinium et des métaux des terres rares, sont extrêmement toxiques vis-à-vis du protoplasme. La toxicité n'est ici qu'en partie une propriété additive des radicaux acides et basiques; il semble qu'il y ait à tenir compte d'actions particulières de la molécule ou que les caractères propres à chaque radical restent moins distincts dans la molécule.

Conclusions relatives aux courbes de toxicité.

L'action toxique d'un sel vis-à-vis de la cellule n'a été constatée dans les expériences précédentes que par deux sortes de caractères : la perte de croissance et la perte de turgescence.

Si nous avions voulu étudier d'une manière complète l'action toxique du sel vis-à-vis d'un végétal, il aurait fallu, en outre, tenir compte d'autres phénomènes indiquant l'action nuisible du sel, par exemple du flétrissement des organes aériens qui peut se produire tandis que la racine reste turges-

cente; mais les deux caractères indiqués, perte de turgescence et perte de croissance, correspondent mieux aux phénomènes de toxicité dus à l'action immédiate du sel sur la cellule, tandis que le flétrissement des organes aériens correspond plutôt à la toxicité lente, telle que nous l'avons définie précédemment.

Quoi qu'il en soit, que nous ayons défini la toxicité par la perte de croissance ou par la perte de turgescence, les résultats fournis par ces deux méthodes sont très analogues pour la plupart des sels.

*
* *

Quels avantages avons-nous retirés de l'étude de la toxicité au moyen de courbes ? Il est d'abord évident que nous avons mieux compris la marche du phénomène; en outre, cette méthode a complètement levé les doutes qui auraient pu subsister au point de vue de la toxicité de certains sels, par exemple des sels d'aluminium, de glucinium et des terres rares.

Toxicité des radicaux et toxicité de la molécule. — Mais en analysant plus en détail la marche de l'action toxique, nous voyons que dans la grande majorité des sels, la présence de certains cathions, tels que Ca, Sr, Na, K, etc., n'amène jamais de propriétés toxiques; d'autres cathions, tels que Fe, Cu, Ba, etc., lorsqu'ils se trouvent dans une molécule, la rendent généralement toxique. Il en est de même pour les anions : les uns, SO^4, Cl, Br, etc., ne sont pas toxiques, tandis que I, CrO^4, etc., sont toxiques.

Autrement dit : 1° un sel formé de la combinaison d'un anion non toxique et d'un cathion non toxique ne sera pas toxique.

2° Un sel formé d'un anion toxique et d'un cathion non toxique, ou inversement, sera toxique.

3° Un sel formé d'un anion toxique et d'un cathion toxique sera généralement très toxique.

C'est-à-dire qu'il sera aisé de prévoir si un sel sera toxique ou non, lorsque l'on connaîtra la toxicité de son anion ou de son cathion dans d'autres composés. Autrement dit, la toxicité

de la molécule sera une propriété additive des radicaux acides et basiques.

Est-il possible de généraliser ces faits pour tous les corps dissociables? D'après mes expériences, il existe au moins quelques exceptions, même en s'adressant uniquement aux sels. Ainsi la toxicité du chlorure et du sulfate d'aluminium, de glucinium, etc., est assez différente; il sera donc ici impossible de déduire la toxicité d'un sel de la toxicité séparée de ses radicaux, connue d'après la toxicité de divers sels dans lesquels ils se trouvent.

L'exception dont je parle ici est relativement peu importante, car c'est surtout la forme de la courbe qui change; pour de fortes concentrations, la toxicité de ces sels est identique. Ici, cependant, la toxicité n'est plus absolument une propriété additive des radicaux, mais il y a à considérer en outre une action moléculaire.

Pour d'autres corps dissociables, je veux parler maintenant des acides et des bases, la toxicité ne peut plus être prévue d'après la toxicité des radicaux. Ainsi, dans un acide, dans l'acide chlorhydrique par exemple, l'anion Cl ne doit pas apporter de propriété toxique, le cathion H ne devrait pas en apporter non plus; cependant la molécule est fort toxique. Ici donc la toxicité n'est plus une propriété additive des radicaux H et Cl.

Pour expliquer l'action toxique des acides et des bases, il n'y a pas d'ailleurs à chercher autre chose que l'action de l'acide ou de la base sur le protoplasme. C'est une propriété chimique que possède la molécule non saturée, qui fait ici que les propriétés spécifiques des radicaux sont cachées (1). Ainsi donc, contrairement à l'opinion courante, je dirai que l'action toxique d'une molécule acide ou basique est due, non aux ions ou aux radicaux H ou OH, mais à la non-saturation de la molécule.

(1) Pour des acides possédant un anion toxique par lui-même, tels que l'acide chromique par exemple, la toxicité est plus forte que pour les acides à anion non toxique; ceci naturellement pour les faibles concentrations. Il n'y a pas de comparaison à faire pour les fortes concentrations, tous les corps non saturés disloquant rapidement l'albumine.

Quelques autres résultats nous sont donnés par l'observation des courbes de toxicité.

a. — Tous les sels sont toxiques à de fortes concentrations, mais les uns le sont très rapidement à la concentration normale, par exemple au bout de une à dix minutes, tandis que les autres ne le sont qu'au bout d'une heure.

b. — La plupart des sels toxiques sont très rapidement toxiques pour de fortes concentrations; les exceptions sont relatives aux sels de Mn et de Ba.

c. — Quelques sels n'ont pas de limite supérieure de toxicité; on doit supposer que, chez eux, une molécule du sel est toujours toxique vis-à-vis d'une particule de protoplasme, quelle que soit la tension du sel dans la solution.

d. — Quelques sels ont une limite supérieure de toxicité, ce qui se voit aisément par l'horizontalité de la courbe pour de faibles concentrations. Nous pouvons distinguer ici deux cas :

1° Ou bien les deux courbes de perte de croissance et de perte de turgescence sont confondues au-dessus de la concentration plasmolysante; cela signifie que la racine, retirée d'une solution qui serait toxique au bout d'un certain temps, continue à croître. Ici ce n'est donc évidemment que la grande pression du sel qui était nuisible aux cellules. C'est uniquement ainsi que la plupart des métaux alcalins et alcalino-terreux sont toxiques pour de fortes concentrations.

2° Les deux courbes de perte de croissance et perte de turgescence divergent au contraire rapidement au-dessus de la concentration plasmolysante. Cela signifie que la racine, retirée de la solution qui serait toxique au bout d'un certain temps, ne croît plus: le sel a donc déjà effectué des transformations importantes dans les cellules.

Il est possible que la tension du sel dans la solution intervienne aussi dans ce cas, mais il est certain que le sel exerce aussi quelques actions spéciales. Ce dernier cas correspond d'ailleurs aux sels toxiques car l'on peut dire d'une manière générale que, pour les sels non toxiques des métaux alcalins et alcalino-terreux, les deux courbes sont confondues au-dessous de la concentration plasmolysante.

e. — Je ferai remarquer, de plus, que dans la classification

de Mendeleieff, dans une même série horizontale, les anions ou les cathions toxiques sont ceux qui ont une grande densité. Ceci est très net pour la série qui commence par Rb (D = 1,5) Sr (D = 2,5); ces corps sont bien moins toxiques que l'yttrium et le zirconium (D = 4,1); de même dans la série qui commence par le sodium, on voit que Al dont la densité est 3,8 est plus toxique que Na, Mg et Cl dont la densité est beaucoup moindre.

Le fait est aussi net pour les autres séries : la toxicité augmente avec la densité. Bien entendu il n'est possible d'envisager ici que les corps qui peuvent se trouver à l'état de *radicaux simples* dans les divers composés.

CHAPITRE TROISIÈME

DISCUSSION DES RÉSULTATS ET CONCLUSIONS

En cherchant, dans cette étude, jusqu'à quel point il est possible, lorsqu'on se base sur les données physiques et chimiques actuelles, de se faire une idée de la nature de la toxicité, j'ai été tout naturellement conduit à préciser, par des expériences, quelques propriétés et quelques actions intimes des sels vis-à-vis du protoplasme vivant.

Il est certain qu'en raison de la nature colloïdale des solutions qui forment le protoplasme vivant, ce sont les propriétés des sels d'une part et des solutions colloïdales d'autre part qui ont dû guider le début de nos recherches.

On sait qu'un grand nombre de sels coagulent les colloïdes ; il serait donc du plus grand intérêt pour nous d'avoir des données aussi précises que possible sur la nature de la coagulation ; il semble, en effet, y avoir certains rapports entre la coagulation du protoplasme et celle d'une solution d'albumine ; d'autre part, au point de vue de la toxicité qui nous occupe, il est difficile de ne pas établir un lien entre la coagulation du protoplasme et la mort de la cellule.

J'ai exposé précédemment les principaux faits relatifs à la coagulation des solutions colloïdales ; nous avons vu que, chez certains colloïdes, les suspensoïdes en particulier, elle est actuellement assez bien connue et doit être ramenée vraisemblablement à la neutralisation des charges existant sur les granules ; chez les albumines appartenant au type des émulsoïdes, la nature de la coagulation est bien moins connue que chez les suspensoïdes. Il est difficile de dire, dans ce cas, si la coagulation est due à des phénomènes électriques ou à des insolubilisations d'ordre chimique.

S'il est déjà peu aisé de préciser la nature intime de l'action des sels sur l'albumine inerte, il sera bien plus difficile encore de connaître leur action sur la cellule vivante. La coagulation du protoplasme peut être, en effet, produite par un grand

nombre d'agents différents, qui, souvent, peuvent n'avoir aucune action sur les albumines inertes ; elle pourra tout aussi bien être considérée comme d'ordre mécanique ou chimique, que comme d'ordre électrique. La nature intime des phénomènes qui amènent la mort du protoplasme ne peut donc être élucidée en se basant sur les données physiques actuelles, relatives à la coagulation des colloïdes.

Les propriétés générales des sels dans les solutions sont, actuellement aussi, trop incomplètement connues pour permettre de résoudre ces questions.

On a, parfois, dans le cas de sels possédant au moins un radical non complexe, cherché des rapports entre la toxicité du sel et le poids atomique de son cathion ou de son anion par exemple. La chaleur de formation du sel a aussi été envisagée dans l'explication des phénomènes de toxicité. Comme il faut s'y attendre, l'on ne peut grouper ainsi qu'un nombre restreint de faits. Ces échecs sont bien naturels si l'on considère combien nos connaissances sont incomplètes sur les propriétés des corps dissous. Le volume moléculaire véritable, la nature intime des actions des molécules ou des ions, sont ignorés actuellement ; il y a évidemment un grand nombre de propriétés dont nous ne soupçonnons même pas l'existence.

Devant la faillite forcée des explications physico-chimiques au point de vue de la compréhension des phénomènes toxiques en général, il m'a semblé que, dans l'état actuel de la question, il fallait aussi envisager les résultats expérimentaux provenant de l'étude de l'action des sels sur le protoplasma. Bien entendu, je ne me suis pas borné à mesurer la toxicité des divers sels, car la mesure, souvent aisée, de la toxicité d'un composé à l'égard d'une cellule, ne peut nous donner en général, à elle seule, aucune indication sur les phénomènes complexes qui provoquent la mort du protoplasme. J'ai été ainsi tout naturellement amené à étudier :

1° La pénétration des sels dans le protoplasme.

2° La nature du protoplasme vivant, ses différences avec les albuminoïdes inertes et le protoplasme coagulé.

3° L'action toxique des sels vis-à-vis du protoplasme.

Je vais d'abord passer en revue les principaux faits que je pense avoir établis.

FAITS ÉTABLIS DANS LES EXPÉRIENCES PRÉCÉDENTES

Les résultats obtenus sont relatifs :

A. A la pénétration des sels dans le protoplasme ;

B. A la toxicité ;

C. A la nature du protoplasme.

*
* *

A. — J'ai établi d'abord que pour de faibles concentrations :

1° Les cathions alcalins et alcalino-terreux, unis à un anion non toxique, pénètrent facilement dans le protoplasme ; je ne donne ici qu'une vérification de résultats obtenus précédemment par un grand nombre d'auteurs.

2° Les sels de baryum, de cæsium et les iodures pénètrent difficilement dans le protoplasme.

3° Certains sels d'aluminium, d'yttrium, et la grande majorité des sels des métaux lourds ne pénètrent pas dans le protoplasme vivant. Ici je suis en contradiction avec les résultats classiques, mais mes expériences me permettent d'être affirmatif à ce sujet.

Contrairement aux opinions courantes, la perméabilité du protoplasme à de faibles concentrations est un phénomène absolument différent de sa perméabilité à de fortes concentrations. Le protoplasme, sous l'influence de fortes concentrations, devient complètement perméable, sans pourtant être tué, même aux sels qui, présentés sous de faibles concentrations, ne le pénètrent pas. Le protoplasme considéré dans son ensemble comme une membrane *est donc une membrane modifiable*.

B. — Au point de vue de la toxicité, j'ai établi deux faits principaux.

1° L'action toxique d'une molécule est approximativement une propriété additive des radicaux acides et basiques chez un grand nombre de sels, tandis qu'elle est due aux propriétés

acquises par la molécule en raison de sa non-saturation pour les acides et les bases et ainsi, contrairement à l'opinion courante, il n'y a pas à parler de la toxicité des ions ou radicaux H et OH.

2° Mes expériences prouvent en outre que les sels toxiques sont ceux qui ne pénètrent pas ou pénètrent difficilement dans le protoplasme vivant, lorsqu'on les emploie à de faibles concentrations, tandis que les sels non toxiques pénètrent au contraire aisément dans le protoplasme.

Quelques résultats secondaires ont aussi été obtenus :

a. Au moyen de courbes j'ai pu établir la toxicité de certains composés, dont on pouvait encore douter actuellement.

b. Les sels qui coagulent l'albumine sont tous toxiques : ce sont les sels des métaux lourds (moins les sels de manganèse) et ceux d'aluminium, de glucinium et des métaux des terres rares. Les sels qui coagulent le protoplasme sont également tous toxiques.

c. La mort de la cellule peut être due uniquement à la trop grande pression du sel (sels non toxiques) ou à des causes plus complexes pour les sels toxiques.

d. Quelques sels, principalement les sels des métaux lourds, n'ont pas de limite supérieure de toxicité ; on doit supposer que chez eux une molécule du sel est toujours toxique vis-à-vis d'une particule de protoplasme, quelle que soit la tension du sel dans la solution.

e. Dans la classification de Mendeleieff, dans une même série horizontale, les corps toxiques sont ceux qui ont une grande densité (page 175).

*
* *

C. — Au sujet de la nature du protoplasme, j'ai indiqué :

1° Que le protoplasme vivant était extrêmement instable vis-à-vis d'un grand nombre de sels ;

2° Qu'il ne possédait pas certaines propriétés qu'il devrait avoir, étant donnée sa teneur en albuminoïdes. C'est là un fait curieux, car cela peut être une modification des propriétés des constituants du protoplasme due à l'état physique particulier sous lequel il se trouve lorsqu'il est vivant.

*
* *

En me basant sur les faits précédents, je vais résumer maintenant quelles sont les idées générales qui peuvent en découler logiquement au point de vue de la nature du protoplasme vivant; de la nature de la pénétration des sels dans la membrane protoplasmique, et de la nature de la toxicité.

CONCLUSIONS RELATIVES A LA NATURE DU PROTOPLASME VIVANT.

1° Les recherches effectuées dans ce travail confirment que le protoplasme est bien plus instable vis-à-vis des sels qu'une solution d'albumine inerte.

2° Mes expériences mettent, de plus, en lumière le fait nouveau que le protoplasme vivant ne possède pas certaines propriétés qu'il devrait posséder en raison de sa composition chimique. Je fais allusion ici à son antagonisme vis-à-vis des sels des métaux lourds. Le protoplasme vivant et la membrane jeune peuvent être imbibés par les sels des métaux lourds, sans que la combinaison stable entre l'albumine et le sel se fasse tant que le protoplasme reste vivant. Le protoplasme mort, vraisemblablement coagulé, et l'albumine inerte se comporteraient de tout autre manière que le protoplasme vivant et formeraient immédiatement un composé insoluble avec les sels des métaux lourds.

Je ne prétends cependant pas établir ici une distinction entre le protoplasme vivant et le protoplasme mort. Il s'agit peut-être ici, uniquement, d'une différence de propriétés entre le protoplasme coagulé et le protoplasme non coagulé, car le protoplasme mort peut ne pas paraître coagulé au microscope et l'être cependant réellement. Cette différence de propriétés entre un hydrosol et un hydrogel de la même substance ne doit pas nous étonner; l'on peut vérifier aisément, par exemple, que l'albumine de l'œuf coagulée forme facilement une combinaison d'adsorption avec les sels de manganèse, qui ne peuvent la précipiter lorsqu'elle est à l'état soluble; de même, certains

colorants ne sont fixés que par le protoplasme coagulé. Il serait donc plus instructif de pouvoir opérer sur du protoplasme mort qui ne serait pas coagulé, par comparaison avec du protoplasme vivant, ce n'est d'ailleurs peut-être pas possible.

Les faits suivants seront plus intéressants à considérer :

Il n'est guère admissible que le protoplasme puisse, tout en restant vivant, former une combinaison insoluble avec le sel employé, et que cette combinaison soit réversible (1), contrairement à ce qui se passe avec l'albumine inerte. Il semble donc très vraisemblable que le protoplasme vivant n'est pas *immédiatement* coagulable par les sels des métaux lourds, ce qui est très intéressant à remarquer puisque des solutions d'albumine, *soit pures*, *soit contenant en émulsion des lécithines*, le sont au contraire *immédiatement*.

Comment peut-il se faire que les albuminoïdes ne possèdent pas, dans la cellule vivante, les mêmes propriétés qu'à l'état inerte qu'elles soient par exemple plus instables vis-à-vis de certains sels, et plus *lentement* coagulables par certains autres ?

Faut-il chercher des explications d'ordre chimique ? La présence dans le protoplasme de matières telles que les lipoïdes ne pourrait-elle peut-être modifier la stabilité des albumines et retarder leur coagulation ?

Faut-il chercher des explications de nature différente ?

D'après certaines théories, lorsqu'on ajoute une petite quantité d'acide à une albumine primitivement neutre, elle devient positive ; on suppose qu'il se forme, somme toute, les deux ions $\overset{+}{H}Alb$ et $\overset{-}{O}H$; on observe, de plus, qu'avec la charge des granules, les albumines prennent de plus en plus les propriétés des suspensoïdes. Il semble donc que la charge des granules soit susceptible de modifier beaucoup les propriétés des albumines inertes et on peut supposer que sous des influences analogues les albumines inertes pourraient

(1) En admettant que le protoplasme puisse être coagulé sans être tué et de façon réversible, par les sels des métaux lourds, il faudrait encore envisager que les albuminoïdes de la cellule possèdent des propriétés bien différentes de celles qu'elles possèdent à l'état inerte.

acquérir les propriétés caractéristiques de la matière vivante citées précédemment.

Je ne m'attarderai cependant pas d'avantage à ces tentatives d'explications, car il est évident qu'il est facile de formuler un grand nombre d'hypothèses différentes pour expliquer que l'albumine vivante a une stabilité différente de l'albumine inerte.

3° D'autres faits sont intéressants à considérer au point de vue de la connaissance de la nature du protoplasme vivant.

Beaucoup de sels, qui ne pénétraient pas dans le protoplasme ou dans la membrane cellulosique jeune lorsqu'ils se trouvaient en faible tension dans la solution, y pénètrent au contraire très rapidement lorsqu'on les emploie à de fortes concentrations. J'ai déjà indiqué qu'il s'agissait ici d'un phénomène qui n'avait pas encore été entrevu et vraisemblablement spécial à la membrane vivante ; pour de fortes concentrations, le protoplasme et la membrane cellulosique jeune sont complètement transformés par les sels sans pourtant être tués, et n'offrent plus, pour ainsi dire, à leur passage aucune espèce de résistance. Ils sont, somme toute, devenus analogues à du protoplasme mort, et pas plus qu'un filtre grossier, ne peuvent être qualifiés de membranes au sens osmotique du mot. Il me semble qu'il est possible d'expliquer ces faits de la façon suivante :

Nous avons constaté par l'expérience que l'ensemble des micelles et des sels existant dans le liquide qui se trouve entre les micelles, ont des propriétés répulsives vis-à-vis de certaines molécules ; c'est-à-dire que le sel, normalement soluble dans l'eau pure, n'est plus soluble dans le système complexe colloïdal comprenant les trois phases solide, liquide et dissoute.

Comme nous l'avons vu, le sel pénètre dans le colloïde dès qu'il se trouve sous une forte tension dans le liquide extérieur. *Cela semble signifier simplement qu'il s'agit ici d'un phénomène d'équilibre.* La phase solide exercerait normalement une pression de nature donnée sur la phase liquide. Cette pression, qui abaisserait la solubilité du sel, pourrait être équilibrée par une grande tension de ce sel dans le liquide extérieur, qui, en vertu de cette tension, arriverait ainsi à vaincre les propriétés antagonistes des micelles.

Il faut cependant remarquer qu'il est impossible, même en admettant la réalité de cette pression exercée par les particules (1), d'expliquer pourquoi, par exemple, à de faibles concentrations, SO^4K^2 est soluble dans le liquide intermicellaire tandis que So^4Fe ne l'est pas. Il deviendrait nécessaire de supposer que la pression introduite dans le solvant par les particules, serait *de nature très spéciale*, et parviendrait à abaisser la solubilité de certains sels seulement.

Un sel ne pourrait pénétrer dans le protoplasme que lorsque l'action de sa molécule ne serait pas en antagonisme avec les actions des micelles ou lorsqu'il atteindrait une tension suffisante.

Ces vues évidemment purement hypothétiques, semblent trouver une confirmation dans ce fait (résultant d'expériences non publiées) que certains sels semblent déformer la membrane d'une façon qui leur est propre. Sous l'influence de la forte tension d'un sel dans le liquide extérieur le protoplasme est modifié et devient perméable, *mais presque uniquement pour le sel employé*, et reste imperméable à d'autres sels présentés en même temps sous une faible tension.

Nous pourrons cependant envisager les phénomènes de façon très différente en admettant, *bien que cela semble peu probable*, que le protoplasme vivant soit coagulable sans être tué et de façon réversible par les sels employés sous une forte concentration; le protoplasme ainsi coagulé deviendrait très perméable.

Peut-être pourrait-il s'agir aussi d'une sorte de déshydratation des micelles qui rendrait le protoplasme très perméable. Quoi qu'il en soit, mes expériences établissent nettement que la perméabilité du protoplasme *change de nature* avec la concentration.

(1) Lagergren a essayé, de baser une théorie des phénomènes d'adsorption sur certaines actions moléculaires ; une poudre adsorbante aurait la propriété de condenser à sa surface une mince couche d'eau qui se trouverait sous une forte pression. Ces corps les plus adsorbés seraient les corps dont la solubilité augmente avec la pression. Cette manière de considérer les phénomènes, évidemment trop simple, ne peut pas être appliquée au protoplasme puisqu'il s'agit, dans le cas du protoplasme, d'une pression qui peut être contrebalancée par une forte pression d'un sel dans le liquide extérieur ; il s'agit certainement d'actions moléculaires plus complexes. — *Bihang. till. k. sv. Vet. Akad. Handl*, t. 24, 1895.

Dès le début, nous trouvons ainsi certaines propriétés très particulières du protoplasme vivant, qui rendront évidemment plus délicates les interprétations ultérieures.

CONCLUSIONS RELATIVES A LA PÉNÉTRATION DES SELS DANS LE PROTOPLASME

J'ai toujours considéré le protoplasme tout entier comme une membrane. Les résultats obtenus dépendent donc à la fois de la membrane protoplasmique elle-même et du protoplasme proprement dit. Il est actuellement très difficile de savoir si l'intérieur du protoplasme a des propriétés bien différentes de celles de la membrane. Il semble même probable que les propriétés du protoplasme entier considéré comme une membrane dépendent principalement de son état colloïdal, puisque, lorsqu'il est coagulé, il devient généralement très perméable. Il n'y aurait donc pas lieu de comparer les membranes ordinaires (*hydrogels*) avec le protoplasme (*hydrosol*).

La perméabilité est une propriété additive des radicaux. — Il ressort d'abord nettement de l'étude de la perméabilité de la membrane vivante pour un certain nombre de sels, que la faculté qu'a un sel de traverser le protoplasme est une propriété additive de ses radicaux, c'est-à-dire qu'un même radical conserve des propriétés analogues dans les différents sels; par exemple, Fe, Cu, Pb, etc., lorsqu'ils font partie d'un sel empêchent ce sel de traverser la membrane vivante. Cl, SO^4, etc., n'exercent pas d'action analogue, et la pénétration dans le protoplasme, d'un sel qui est formé d'un de ces radicaux ne dépend que de la nature du radical basique.

*
* *

Au point de vue de la nature de la perméabilité, l'on sait qu'un grand nombre de théories ont été émises.

La théorie le plus en vogue actuellement est celle qui fait dépendre la perméabilité d'une membrane pour un sel donné de la composition chimique de celle-ci, et par conséquent de

la solubilité du sel dans les constituants de la membrane; cette théorie a été, soutenue au point de vue des membranes artificielles, par Nernst, Tamman, Walden, Flusin, et, au point de vue de la membrane vivante principalement, par Overton.

Je m'en tiendrai ici uniquement à la membrane vivante.

J'ai déjà indiqué précédemment les résultats qui découlent immédiatement des expériences (page 141). J'ai montré que le coefficient de partage d'un sel entre le protoplasme et la solution variait beaucoup avec la concentration, ce qui indique déjà que ce n'est pas la solubilité seule dans le protoplasme qui règle dans tous les cas la pénétration des substances.

Les considérations suivantes nous feront rejeter tout à fait l'idée que la pénétration d'un sel dans la membrane protoplasmique soit en rapport avec la composition chimique de celle-ci, et par conséquent en rapport avec la solubilité du sel dans les constituants du protoplasme. En effet :

Les sels des métaux lourds, qui sont solubles dans l'albumine et dans les lipoïdes, ne pénètrent pas dans le protoplasme vivant; de plus, la perméabilité du protoplasme est d'ordre supérieur à la perméabilité des membranes de ferrocyanure par exemple, mais elle ne semble pas en différer foncièrement.

Ces faits me semblent assez nets pour permettre de rejeter la théorie qui fait uniquement dépendre la perméabilité du protoplasme, pour un sel donné, de la solubilité de ce sel dans les constituants du protoplasme.

A quoi devons-nous attribuer la perméabilité de la membrane vis-à-vis des sels ?

Il me semble que l'on s'est trop pressé d'affirmer que les espaces intermicellaires n'avaient pas d'influence au point de vue de la pénétration des corps dissous; l'on s'est basé principalement sur ce que certains corps à poids moléculaire élevé pouvaient traverser une membrane, tandis que des corps à poids moléculaire faible ne pouvaient la traverser.

Il faudrait, avant de penser résoudre la question par un raisonnement aussi simple, connaître le volume véritable, la forme, le mouvement des molécules et des ions, en un mot la nature intime des actions moléculaires.

Mes expériences montrent que, dans le cas du protoplasme, la nature chimique de la membrane n'a pas d'importance (1). La perméabilité du protoplasme étant d'autre part grandement influencée par sa structure, puisque le protoplasme coagulé devient perméable, nous serons donc bien forcés d'envisager les actions moléculaires.

D'après les indications que j'ai données précédemment au sujet de la nature du protoplasme, il semble bien que ce soit à des actions moléculaires complexes entre le sel employé, les sels déjà existants dans le protoplasme et les particules colloïdales elles-mêmes, que nous devons attribuer la perméabilité ou la non-perméabilité de la membrane ou du protoplasme.

On pourrait dire que la solubilité du sel est abaissée dans les espaces intermicellaires, qu'elle n'est plus la même que dans l'eau pure et que cet abaissement de solubilité tient à une pression supplémentaire de *nature donnée* introduite dans le solvant par les deux phases solide et dissoute.

J'ai déjà indiqué précédemment comment j'étais arrivé à supposer l'existence de cette pression en me basant sur la déformation de la membrane pour de fortes concentrations. Je n'envisage, bien entendu, ici que la membrane protoplasmique; les membranes de ferrocyanure, par exemple, n'étant pas déformables, les résultats relatifs à la membrane protoplasmique ne peuvent peut-être pas leur être appliqués.

CONCLUSIONS RELATIVES A LA TOXICITÉ

Nous pouvons nous poser deux questions principales. Nous pouvons chercher, d'abord, ce qui est toxique dans la molécule et, en outre, comment s'exerce la toxicité elle-même.

1° Dans une molécule complexe non dissociable, ou dans un ion complexe, il est souvent impossible de prévoir la toxicité d'après

(1) Au point de vue de la pénétration des sels uniquement; je ne me suis pas occupé de la pénétration des composés organiques.

les constituants chimiques. Il semble donc que les propriétés spéciales à chaque atome sont fusionnées avec les propriétés des autres atomes, de sorte que la molécule ou l'ion complexe acquièrent, au point de vue de leur toxicité, des propriétés nouvelles tout à fait différentes de celles des composants.

Mais il existe, dans différentes substances, certains groupements qui semblent posséder à divers point de vue une certaine individualité. C'est, par exemple, le cas des radicaux acides et basiques des sels : leurs propriétés toxiques restent, en effet, à peu près identiques dans les divers composés, de sorte que l'action toxique qu'exerce une molécule peut être envisagée comme provenant de la toxicité de ses radicaux ; c'est donc une propriété additive de l'anion et du cathion. Il y a quelques exceptions, d'ailleurs peu importantes, relatives aux sels d'aluminium, de glucinium, etc.

Pour d'autres corps dissociables, les acides et les bases par exemple, la molécule acquiert, en raison de sa non-saturation, de nouvelles propriétés en vertu de ses violentes affinités chimiques; c'est ce qui fait, qu'il est impossible de déduire la toxicité d'un acide ou d'une base de la toxicité de ses radicaux. Contrairement à l'opinion courante il n'y aura pas à parler de la toxicité des ions ou des radicaux H et OH.

Il est bien entendu que je ne m'occupe pas ici de la dissociation effective du sel, qui n'a peut-être pas grande importance.

2° Demandons-nous maintenant comment un sel est toxique.

Aucun des faits établis précédemment ne pourra nous guider complètement; il est impossible de baser une théorie de l'action toxique uniquement sur l'un ou l'ensemble des faits suivants :

a. Il est impossible de se baser par exemple sur ce que les sels qui coagulent les albumines sont toxiques. En effet, un grand nombre de sels qui n'ont aucune action sur les albumines sont également toxiques. D'ailleurs la coagulation du protoplasme ne peut pas nous donner d'indications bien précises, puisqu'il est coagulable par un grand nombre d'actions très diverses, par exemple par des actions mécaniques.

b. Il n'est pas possible, non plus, de dire, même pour le cas des métaux lourds, que la toxicité est uniquement d'ordre chi-

mique, puisque le protoplasme vivant a un antagonisme vis-à-vis des sels des métaux lourds, qui ne se combinent qu'avec le protoplasme mort.

c. Il est aussi peu probable que l'on puisse donner une théorie générale de la toxicité, en se basant uniquement sur des équilibres entre les ions qui se trouvent dans le protoplasme, puisque la grande majorité des sels toxiques ne pénètrent pas dans le protoplasme vivant et tuent le protoplasme vraisemblablement en le coagulant et en agissant de la périphérie jusqu'au centre.

*
* *

On voit donc aisément qu'il est difficile de se rendre compte de la nature de la toxicité des sels ; je ne prétends pas donner maintenant une théorie de l'action toxique, mais je pense avoir établi, par les expériences exposées dans ce travail, quelques faits fondamentaux qui doivent être envisagés dans l'étude de la toxicité.

Parmi ces faits, le plus important selon moi, est tout naturellement que *la grande majorité des sels toxiques ne pénètrent pas dans le protoplasme vivant*. Une molécule toxique, à moins d'être sous une forte tension dans la solution, est forcée de tuer le protoplasme, avant de pénétrer à son intérieur.

Ce fait, évidemment capital dans l'étude de la nature de l'action toxique, ne peut en aucune façon suffire à nous faire connaître la cause intime de la toxicité des sels.

L'antagonisme très curieux entre le sel et le protoplasme vivant peut cependant nous suggérer l'idée que la nature de la toxicité, de même que celle de la perméabilité, résident principalement dans des actions moléculaires très spéciales ; certaines déformations de la membrane protoplasmique, qui semblent caractéristiques des différents radicaux, permettront peut-être de préciser la nature intime de ces actions.

TABLE DES MATIÈRES

11 JUL. 1911